

BIBLIOTECA UCM



5306063369

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS)

**COMUNIDADES DE ANIMALES GRANÍVOROS EN ÁREAS DE CULTIVO CEREALISTA DE LA
PENÍNSULA IBERICA**



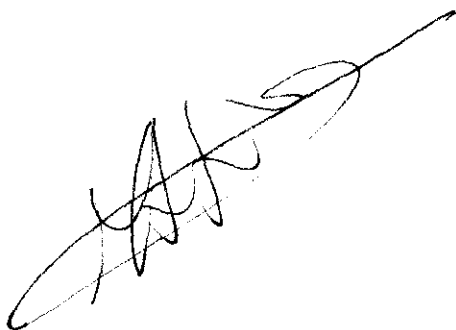
R. 22.228

MARIO DÍAZ ESTEBAN

SEPTIEMBRE 1991

Memoria que presenta MARIO DIAZ ESTEBAN para optar al
Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por JOSE
LUIS TELLERIA JORGE, Doctor en Ciencias Biológicas por la
Universidad Complutense de Madrid y Profesor Titular en la
Facultad de Biología de la Universidad Complutense.

Firmado:

A handwritten signature in dark ink, appearing to be 'M. Diaz Esteban', written over a light horizontal line.

El Autor

Vo BQ:

A handwritten signature in dark ink, appearing to be 'J. L. Telleria Jorge', written over a light horizontal line.

El Director

MADRID, SEPTIEMBRE 1991

A LA LOGICA NO EXCLUYENTE ,

INCLUSIVA ,

AL PERFUME DE LOS CAMINOS DE CISNES .

INDICE

Agradecimientos

Capítulo 1. INTRODUCCION GENERAL.....1

Capítulo 2. OBJETIVOS. MODELO DEL SISTEMA Y ESTRATEGIA DE ANALISIS.....5

Capítulo 3. AREA DE ESTUDIO.....12

3.1. Climatología.....12

3.2. Tipos de hábitat.....15

3.3. Patrones de uso de la tierra.....16

Capítulo 4. DISEÑO DE MUESTREO Y VARIABLES CONSIDERADAS....18

4.1. Diseño de muestreo.....18

4.2. Calendario de muestreo.....22

4.2.1. Tasas de depredación de semillas.....22

4.2.2. Abundancia de roedores y especies presentes.....23

4.2.3. Distancia al hormiguero más próximo.....24

4.2.4. Estructura del hábitat.....25

4.2.5. Abundancia de alimento.....26

4.2.5.1. Semillas.....26

4.2.5.2. Artrópodos.....27

4.2.6. Abundancia de hormigueros.....28

4.2.7. Abundancia de aves.....31

<u>Capítulo 5.</u> ESTRUCTURA DEL HABITAT.....	32
------------------------------------------------	----

<u>Capítulo 6.</u> PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE RECURSOS TROFICOS.....	36
------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

6.1. Semillas.....	36
6.1.1. Patrones de abundancia.....	36
6.1.2. Composición taxonómica.....	39
6.1.3. Composición nutritiva y contenido energético.....	41
6.2. Artrópodos.....	46
6.2.1. Patrones de abundancia.....	46
6.2.2. Composición taxonómica.....	48
6.2.3. Contenido energético.....	50

<u>Capítulo 7.</u> ROEDORES. PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA ABUNDANCIA DE ROEDORES Y DE SUS TASAS DE DEPREDAACION DE SEMILLAS. EFECTOS DE LA ESTRUCTURA DEL HABITAT, LA DISPONIBILIDAD DE SEMILLAS, Y EL RIESGO DE DEPREDAACION.....	53
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

7.1. Introducción.....	53
7.2. Análisis de los datos.....	56
7.3. Resultados.....	56
7.3.1. Abundancia de roedores y especies presentes.....	56

7.3.2. Tasas de depredación de semillas.....	57
7.3.3. Relaciones entre tasas de depredación y características del hábitat.....	59
7.4. Discusión.....	61
 <u>Capítulo 8. HORMIGAS GRANIVORAS.....</u>	 65
 8.1. PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA DE HORMIGUEROS DE HORMIGAS GRANIVORAS Y SELECCION DEL LUGAR DE UBICACION DEL HORMIGUERO.....	 65
8.1.1. Introduucción.....	65
8.1.2. Especies de hormigas granívoras.....	68
8.1.3. Análisis de los datos.....	68
8.1.4. Resultados.....	72
8.1.4.1. Patrones de abundancia.....	72
8.1.4.2. Tipos de distribución espacial.....	77
8.1.4.3. Patrones de selección del lugar de ubicación del hormiguero.....	77
8.1.5 Discusión.....	80
 8.2. PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE DEPREDAION DE SEMILLAS POR PARTE DE LAS HORMIGAS GRANIVORAS.....	 86

8.2.1. Introducción.....	86
8.2.2. Análisis de los datos.....	91
8.2.3. Resultados.....	93
8.2.3.1. Tasas de consumo de semillas.....	93
8.2.3.2. Relaciones entre tasas de consumo y variables ambientales.....	95
8.2.3.3. Tasas de consumo en función de la distancia al hormiguero más próximo.....	99
8.2.4. Discusión.....	102
8.2.4.1. Patrones espaciales de consumo de semillas.....	102
8.2.4.2. Tasas de consumo y distancia al hormiguero más próximo.....	104
8.2.4.3. Patrones estacionales y diarios de consumo de semillas.....	106
8.3. OBSERVACIONES FINALES.....	108
 <u>Capítulo 9.</u> AVES GRANIVORAS. PATRONES INVERNALES DE ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y AVES GRANIVORAS.....	110
9.1. Introducción.....	110
9.2. Requerimientos energéticos de la comunidad invernante de aves granívoras.....	112
9.3. Resultados.....	114
9.4. Discusión.....	118

<u>Capítulo 10.</u>	RELACIONES ENTRE LOS GRUPOS DE ANIMALES	
GRANIVOROS.....		122
10.1. Introducción.....		122
10.2. Análisis de los datos.....		123
10.3. Resultados.....		127
10.4. Discusión.....		131
CONCLUSIONES.....		135
APENDICES.....		138
BIBLIOGRAFIA.....		144

AGRADECIMIENTOS

La larga duración temporal del trabajo en que se basa esta Tesis Doctoral, y mi escasa formación inicial en la mayor parte de los aspectos que en ella se abordan, me hacen verla más como el fruto de las aportaciones de un gran número de personas, rostros con nombres, que como el resultado de un trabajo más o menos personal. Todas y cada una de ellas han hecho posible mi formación de postgrado, científica y humana, de manera única e imprescindible, y quiero expresarles mi agradecimiento por ello.

*Algunos rostros se perfilan con mayor nitidez. En el aspecto científico, José Luis Tellería, con su estilo a veces duro de auténtico maestro, me mostró y muestra cómo la ciencia es en realidad un arte, una forma de vida. El, Tomás Santos y Alejandro Sánchez para las aves, Manolo Alcántara para los roedores, Juan Martín Zorrilla, José M. Serrano y Curro Acosta para las hormigas, y Marta Ortega y Emilia Pangua para las plantas y semillas, me introdujeron y ayudaron a avanzar, me enseñaron a aprender en cada uno de estos campos. Luísa Carrascal, y muy especialmente Pepe Díaz, aportaron su riqueza conceptual, su visión amplia y crítica de los procesos biológicos, haciendo posible que los resultados e ideas cristalizaran en trabajos concretos, aportaciones a la comunidad científica. Los revisores y editores de *Holarctic Ecology* e *Insectes Sociaux* terminaron de pulir dos de ellas (Capítulos 7 y 8.1).*

Además de estos amigos, muchos otros me ayudaron a seguir adelante durante estos cuatro años. Mis padres y hermanos, su apoyo constante; la hospitalidad de Antonio, Félix y las gentes de Sepúlveda, la de Eloy, Sara y los habitantes de Castropol; la compañía en el campo de José María, Félix y Pablo; y la amistad incondicional de todos ellos y de Miguel Angel, Elvira, José Manuel, Choni, Belén, Antonio, Manuela, Paloma, Juan, Marta, Pipo, Pilar, Marga, y muy especialmente Susy. Faltan muchos más nombres, algunos olvidados, pero ningún rostro, pues todos ellos configuran a la ilusión de individuo que ha escrito este texto. Agradecimiento, como muchas otras palabras, alude a un concepto que no llega a expresar completamente lo que en realidad siento, aunque es quizás el que más se aproxima. Gracias, por todo.

El trabajo fue parcialmente financiado a través del proyecto PB 86-0006-C02-00 de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica, dirigido por José Luis Tellería, y por una beca del Plan de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia. Finalmente, quiero expresar mi reconocimiento a los organismos estudiados, especialmente a aquéllos que fueron diseccionados de la red de relaciones que constituía su vida a fin de poder comprenderla. Quizás algún día sepamos hacerlo mejor, aunque puede que no sea posible aprender sin alterar, vivir sin matar y morir.

Capítulo 1

INTRODUCCION GENERAL

INTRODUCCION GENERAL

Los animales granívoros y sus recursos alimenticios, las semillas, constituyen un subsistema sencillo con dos niveles tróficos, ampliamente estudiado en medios desérticos y subdesérticos de casi todo el mundo (Brown et al. 1975, Pulliam y Brand 1975, Brown y Davidson 1977, Mares y Rosenzweig 1978, Brown et al. 1979a y b, Davidson et al. 1980, O'Dowd y Hay 1980, Abramsky 1983, Gillon et al. 1983, Brown y Munger 1985, Davidson et al. 1985, Morton 1985, Brown et al. 1986, Brown y Heske 1990, Thompson et al. 1991). Los resultados de estos trabajos, especialmente de los obtenidos en experimentos a largo plazo llevados a cabo en desiertos norteamericanos, han puesto de manifiesto la complejidad de la red de relaciones que configura este subsistema (ver revisiones de Brown y Davidson 1977, Brown et al. 1979, Davidson et al. 1980, Brown et al. 1989). Los primeros resultados experimentales, y comparaciones intercontinentales del impacto de los diferentes grupos de granívoros desertícolas sobre las abundancias de semillas (Mares y Rosenzweig 1978, Abramsky 1983), enfatizaron la preponderancia de los procesos mediados por factores bióticos (competencia, riesgo de depredación, etc.) en la estructuración del subsistema. Se han demostrado interacciones negativas a corto plazo entre los distintos grupos y especies de granívoros y plantas, mediadas por

procesos directos tales como competencia por explotación y depredación. No obstante, aparecieron también interacciones indirectas positivas, mediadas por el efecto diferencial de cada grupo de granívoros sobre la comunidad de plantas. Estas interacciones supercompensan en ciertos casos a las negativas, dando lugar a largo plazo a relaciones indirectas de comensalismo y/o mutualismo entre grupos de granívoros y entre granívoros y plantas (O'Dowd y Hay 1980, Davidson et al. 1985).

Comparaciones intercontinentales más recientes (Morton 1985) y, sobre todo, la ampliación del número de experimentos de manipulación en los desiertos norteamericanos (Brown et al. 1986 y comunicación personal), han puesto de manifiesto el también importante papel de los procesos mediados por factores abióticos. Por ejemplo, la actividad de roedores y hormigas hace disminuir las poblaciones de plantas anuales, manteniendo así zonas de suelo desnudo que aumentan la accesibilidad de las semillas para las aves granívoras (Thompson et al. 1991). El efecto de la actividad de algunas especies de roedores sobre la estructura del suelo parece incluso afectar a largo plazo a toda la estructura del hábitat, que pasó de una fisionomía de tipo subdesértico a una de tipo pradera unos años después de la eliminación de estos animales (Brown y Heske 1990).

De este modo, los patrones de distribución y abundancia de los animales granívoros en medios naturales aparecen como el resultado de una variada gama de procesos, que además interactúan entre sí de manera compleja. En los cultivos cerealistas, cuya extensión geográfica supera con creces a la de muchos medios naturales (hallándose además en franca expansión; ver Wittaker y Likens 1975), este subsistema se ha estudiado escasamente y desde un punto de vista parcial (trabajos aplicados sobre especies-plaga y estudios descriptivos sobre ciertas especies o grupos de especies; ver revisiones de Golley et al. 1975, Murton y Westwood 1976, Pinowski y Kendeigh 1977, Myllymaki 1979, Pinowski y Summers-Smith 1990), aunque en la actualidad se observa una firme tendencia al análisis de las biocenosis que ocupan los medios cultivados desde enfoques progresivamente más integrados (ver, por ejemplo, Møller 1983, 1984, O'Connor y Shrubbs 1986, y Tellería et al. 1988 para las aves; Angelstam et al. 1987 y Tellería et al. en prep. para los roedores; y Carroll y Risch 1984 y Perfecto 1990 para las hormigas). Esta situación contrasta con la potencial importancia de los granívoros en este tipo de cultivos, en los que buena parte del flujo de materia y energía se orienta hacia la producción de semillas, análogamente a lo que ocurre en los hábitats desérticos, aunque por razones diferentes: adaptación a una climatología adversa en el caso de los desiertos (ver, por ejemplo, Brown et al. 1986), y selección humana en los cultivos, directa para las plantas cultivadas, e indirecta para las arvenses

(adaptación a la destrucción periódica de la vegetación; ver Thompson 1978, Thompson y Grime 1979, Roberts 1981, Cavers y Benoit 1989).

De este modo, desiertos y cultivos cerealistas comparten una serie de rasgos comunes en cuanto a las características básicas de sus redes tróficas. Esta circunstancia permite comparar las relaciones entre granívoros y semillas en ambos tipos de ecosistemas, ampliando así el rango de condiciones en que se ha estudiado este subsistema con el consiguiente interés teórico de los resultados obtenidos (análisis de los posibles efectos de las condiciones extremas derivadas del uso humano de los cultivos [ver Odum 1984]). Por otro lado, estos resultados pueden contrastarse con las predicciones desarrolladas a partir del extenso y profundo conocimiento actual del funcionamiento de este subsistema en condiciones naturales, generando así las bases para el desarrollo de métodos de explotación agrícola más integrados y sostenibles (Jackson y Piper 1989, Paul y Robertson 1989, Elliott y Cole 1989, Sugden y Rands 1990), cuya necesidad se revela cada vez más imperiosa en el contexto de la actual degradación ambiental del planeta (ver revisión de Lubchenco et al. 1991).

Capítulo 2

OBJETIVOS. MODELO DEL SISTEMA Y ESTRATEGIA DE ANALISIS

OBJETIVOS

MODELO DEL SISTEMA Y ESTRATEGIA DE ANALISIS

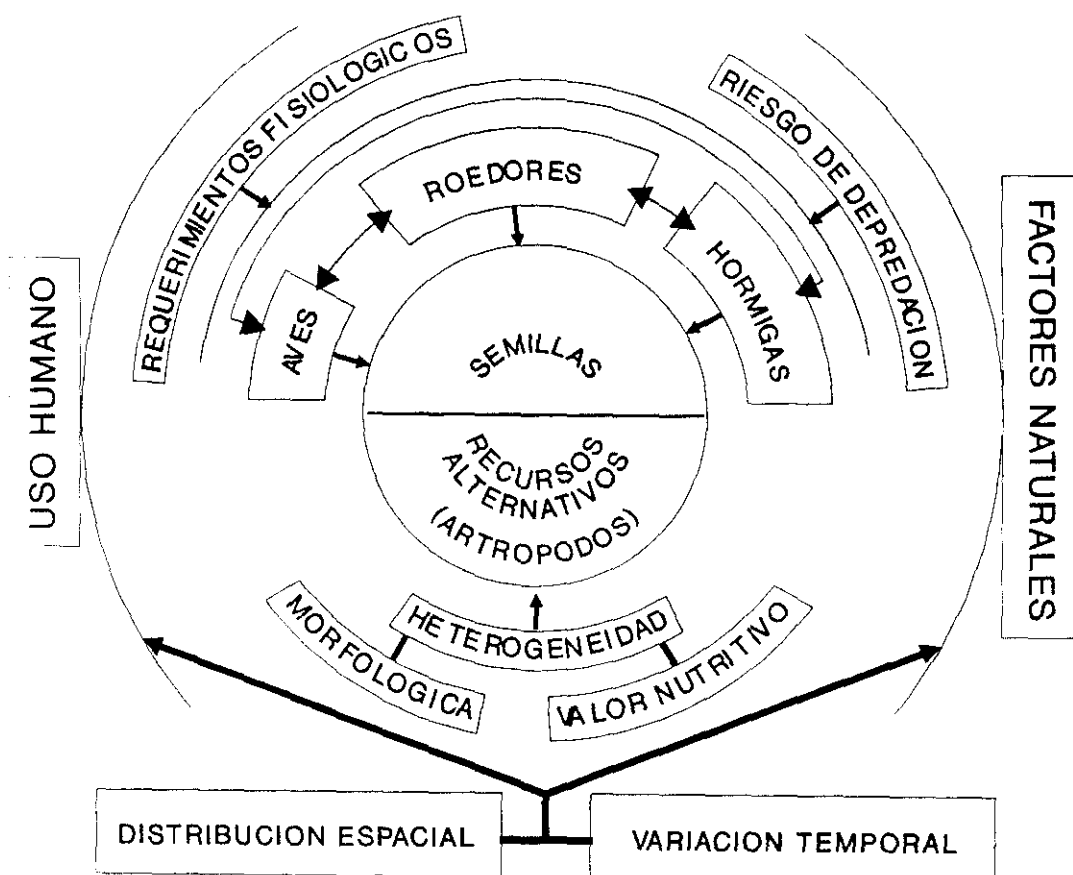
La presente Tesis Doctoral pretende estudiar los patrones de distribución y abundancia de los distintos grupos de animales granívoros que habitan los cultivos cerealistas (básicamente aves, roedores y hormigas), analizando las relaciones entre dichos patrones y los factores bióticos (disponibilidad trófica, competencia, depredación) y abióticos (estacionalidad, estructura del suelo y la vegetación, etc.) del medio. La Figura 2.1 representa esquemáticamente estos factores y sus posibles vías de actuación, estando basada en los resultados obtenidos en los estudios resumidos en el Capítulo 1.

El centro de la figura está ocupado por el recurso trófico común, las semillas, así como los posibles recursos tróficos alternativos -fundamentalmente artrópodos-, de los que dependen los tres grupos de animales considerados (ver Newton 1972, Corbet y Southern 1977, Cramp y Simmons 1979, Bernard 1983, Cramp 1988 para una descripción de las dietas de las principales especies europeas de granívoros). El efecto de dichos recursos sobre los patrones de distribución y abundancia de los granívoros ha sido enfatizado por varios autores (por ejemplo, Janzen 1971, Newton 1980, Brown et al. 1986, Price y Waser 1985, Angelstam et al. 1987, Sudd y Franks 1987), aunque existen resultados que matizan e incluso

Objetivos. Modelo sistémico

contradicen esta idea (por ejemplo, Golley et al. 1975, Buckley 1982, Wiens 1989b). Muchos de estos trabajos se basan además en medidas indirectas de la abundancia de los recursos, con lo que sus conclusiones son cuanto menos cuestionables en algunos casos (Hutto 1990). De este modo, en el presente trabajo se aborda el estudio de la distribución y abundancia de semillas y artrópodos de manera directa y exhaustiva a fin de comprobar hasta qué punto estos recursos determinan o no la distribución de sus consumidores.

Figura 2.1. Modelo del sistema objeto de estudio.



Si los distintos grupos de granívoros responden a la distribución de su alimento, es posible que se observen también relaciones negativas entre las abundancias de los diferentes grupos (flechas dobles en la Figura 2.1) debidas a la competencia por este recurso. Este proceso se ha demostrado en las comunidades de granívoros desertícolas mediante enfoques tanto descriptivos como experimentales (ver revisiones de Brown y Davidson 1977, Brown et al. 1979, Davidson et al. 1980, Brown et al. 1989), habiéndose utilizado también para explicar los patrones observados en otros medios naturales (por ejemplo, Pulliam y Brand 1975). No obstante, para interpretar posibles relaciones negativas entre consumidores como el resultado de la competencia por los recursos tróficos se requiere que se den al menos dos condiciones adicionales: a) la disponibilidad del recurso común debe ser baja en relación a los requerimientos de los consumidores, y b) los consumidores deben explotar el recurso de forma similar.

La primera condición parece cumplirse en algunas de las comunidades naturales estudiadas (si no de forma continua, al menos sí en años o periodos críticos; Pulliam y Brand 1975), aunque no tiene por qué ser cierta en medios tan artificiales y recientes como son los cultivos cerealistas. Por un lado, se trata de medios orientados por el hombre hacia la producción de las máximas cantidades posibles de semillas (ver Capítulo 1) y, por otro, las comunidades de animales que

ocupan estos medios suelen ser versiones empobrecidas de las que se encontraban en los medios naturales a los que los cultivos sustituyeron. Esto último se debe a que el rápido cambio de condiciones ambientales ligado al uso humano ha actuado más como un filtro que dejó pasar a las especies generalistas preadaptadas a medios naturales de características similares, que como una presión evolutiva capaz de modelar a los organismos que actualmente habitan los cultivos (Wiens y Johnston 1977, Tellería et al. 1988 y en prep.). Es por tanto necesario estudiar detalladamente los patrones de distribución y abundancia de los recursos tróficos, así como obtener medidas del impacto sobre ellos de cada grupo de granívoros, a fin de valorar hasta qué punto esta primera condición es cierta en el medio estudiado.

La segunda condición, esto es, la explotación similar del recurso por parte de sus consumidores, puede desglosarse en dos aspectos, el primero de ellos considerando la heterogeneidad interna del recurso, y el segundo considerando otra serie de factores no directamente relacionados con dicho recurso pero que afectan a la capacidad de los consumidores para acceder a él (círculo intermedio en la Figura 2.1). El recurso semillas se halla compuesto por una serie de especies que difieren en morfología y valor nutritivo (parte inferior del círculo), dos variables que pueden propiciar su utilización diferencial por parte de sus consumidores (ver, por ejemplo, Díaz 1990 para las aves, Price 1983 para

roedores, y Davidson 1982 para hormigas granívoras). Los datos disponibles, no obstante, sugieren amplios solapamientos en los patrones de selección trófica de los diferentes grupos de granívoros (por ejemplo, Brown et al. 1979, Kelrick et al. 1986), que dan lugar a dietas muy similares, (ver referencias para las especies europeas citadas más arriba), sobre todo entre las especies generalistas que ocupan los cultivos. De este modo, las semillas pueden considerarse como explotadas de forma similar por los granívoros estudiados desde el punto de vista de la heterogeneidad interna del recurso.

Los factores no directamente relacionados con el recurso se representan en la parte superior de la Figura 2.1. Los requerimientos fisiológicos se refieren a la capacidad termoreguladora, movilidad y ritmos de actividad de cada grupo de granívoros (Brown et al. 1979). Estos requerimientos influyen sobre los patrones de distribución de estos animales al imponer una mayor o menor dependencia de factores como la estabilidad del suelo (necesidad de refugios estables para roedores y hormigas, o nidos temporales para las aves) o la estructura de la vegetación (detectabilidad de los recursos en función de la cobertura vegetal, facilidades de termo e higrorregulación de los nidos y/o refugios, etc.). En cuanto al riesgo de depredación, estudios recientes han demostrado que este factor puede obligar a los consumidores a restringir su actividad de búsqueda de alimento a ciertas épocas y/o

localizaciones espaciales (por ejemplo, noches sin luna y/o proximidad de arbustos para los roedores [Kotler 1984, Brown 1988, Travers et al. 1988], o zonas despejadas para aves granívoras [Lima et al. 1987, Lima 1990]).

Las grandes diferencias taxonómicas entre los tres grupos de granívoros propician la exhibición de respuestas peculiares por parte de cada uno de ellos a estas presiones ambientales, en contra de lo que ocurre cuando se examinan grupos de especies íntimamente relacionadas (Davidson et al. 1985, Brown et al. 1986). Además, estas presiones, al igual que la abundancia de alimento, varían en el espacio y en el tiempo como consecuencia tanto de factores naturales (estacionalidad) como del uso humano (parte externa de la Figura 2.1). Este hecho tiene profundas implicaciones sobre los patrones de uso de recursos comunes al originar segregaciones espaciales y temporales entre los grupos de consumidores, como ponen de manifiesto tanto estudios teóricos (Levins 1979) como los resultados de varios trabajos experimentales (ver Davidson et al. 1985 y referencias allí dadas).

Resumiendo, los patrones de distribución y abundancia de los animales granívoros en medios cerealistas pueden estar influidos por factores tales como la abundancia de alimento, el riesgo de depredación, los requerimientos fisiológicos, la competencia con otros grupos, y la variabilidad espacial y

temporal del medio. Estos factores no son necesariamente excluyentes, y además pueden ejercer efectos diferenciales sobre cada grupo de granívoros. Para analizar estos efectos y su importancia relativa se han medido de forma simultánea las abundancias de los tres grupos de granívoros, su impacto sobre las semillas, la abundancia de éstas y de recursos tróficos alternativos (artrópodos), y parámetros estructurales del medio relacionados con los requerimientos fisiológicos y el riesgo de depredación. Estas medidas se tomaron siguiendo un diseño de muestreo que consideraba la variabilidad espacial y temporal de las actividades humanas y de factores ambientales como la estacionalidad climática y la intensidad de iluminación lunar (Capítulos 3 y 4). Tras una descripción de las características estructurales (Capítulo 5) y tróficas (Capítulo 6) del medio estudiado, se analizaron los patrones de distribución y abundancia de cada grupo de granívoros de forma independiente, sin considerar el efecto de los otros dos (Capítulos 7, 8 y 9). El capítulo 8, dedicado a las hormigas granívoras, resulta más extenso que los dedicados a roedores (Capítulo 7) y aves (Capítulo 9) debido a que los patrones de distribución y abundancia en el área de estudio de estos dos últimos grupos han sido ya extensamente descritos por Alcántara (1986) y Tellería et al. (1988), respectivamente. Por último, se realizó un análisis global de las interacciones entre grupos y con los distintos factores bióticos y abióticos considerados (Capítulo 10).

Capítulo 3

AREA DE ESTUDIO

AREA DE ESTUDIO

3.1. Climatología

El trabajo de campo se llevó a cabo en los alrededores de la ciudad de Sepúlveda, España central (41°15'N, 3°51'W). El área de estudio, cuya altitud media es de 1000 m sobre el nivel del mar, presenta un clima mediterráneo continental, con veranos calurosos (20°C de media en Julio y Agosto) e inviernos fríos (1-2°C de media en Enero), siendo frecuentes las heladas desde Octubre a Mayo. Las temperaturas registradas durante los días de muestreo se exponen en la Tabla 3.1.

La precipitación media anual es de 610 mm, que se distribuyen uniformemente a lo largo del año excepto en verano, que es marcadamente seco (Ministerio de Agricultura 1987). Los años en que se realizó el estudio presentaron valores de precipitación consistentes con este patrón general, excepto por las condiciones excepcionalmente secas del invierno de 1988-89 (Figura 3.1).

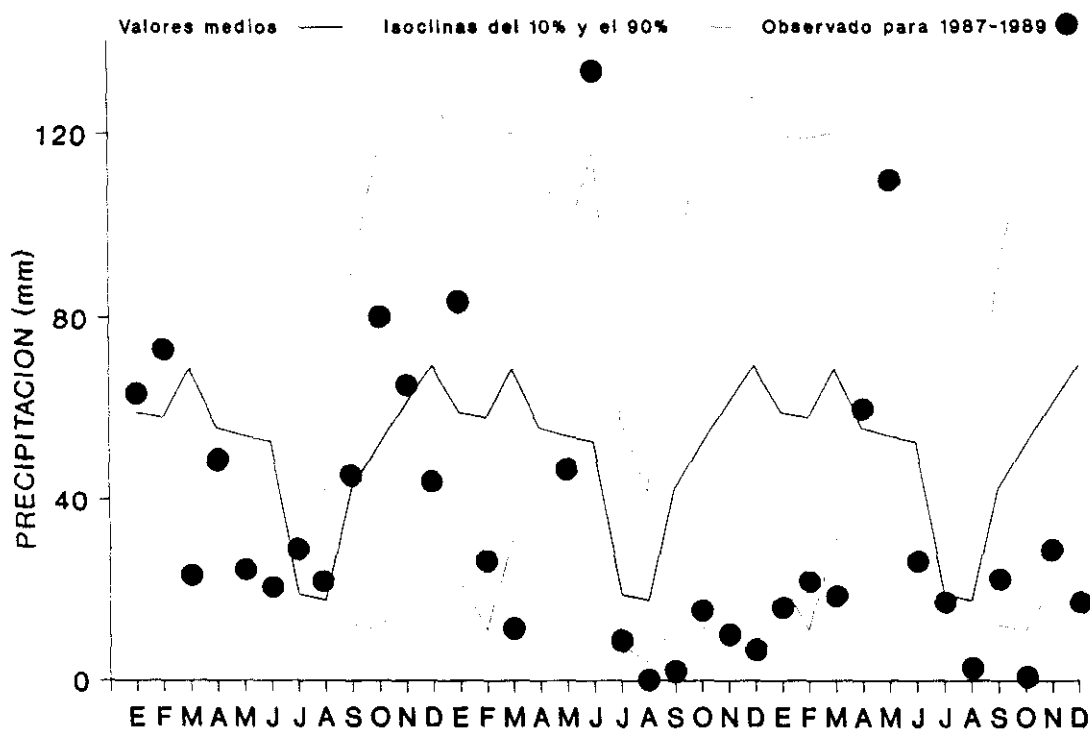
Area de estudio

Tabla 3.1. Temperaturas máximas (T_M), mínimas (T_m) y medias (T ; en $^{\circ}\text{C}$) de los días en que se midieron las tasas de consumo de semillas (ver Capítulo 4). En invierno y primavera se midieron mediante termómetros situados al nivel del suelo entre las bandejas 11 y 12 de cada parcela (los datos mostrados son los valores medios de las tres medidas registradas -una por cada parcela muestreada simultáneamente- en cada fecha; ver Capítulo 4). Los valores estivales para el área de estudio (S) se estimaron a partir de los registrados en la estación de Linares de los Arroyos (L; situada a 30 km al noreste del área de estudio y a 911 m s.n.m.; Instituto Nacional de Meteorología, datos inéditos) mediante una serie de ecuaciones de regresión calculadas a partir de los 24 pares de valores tomados en invierno y primavera ($T_{MS}=1.15T_{ML}+6.08$, $R^2=88.0$; $T_{mS}=0.90T_{mL}-1.78$, $R^2=87.4$; $T_S=1.05T_L+2.79$, $R^2=93.8$). No se registraron precipitaciones ni cobertura de nubes en los días de muestreo.

FECHA DE MUESTREO	PARCELAS ESTUDIADAS	T_M		T_m		T	
		S	L	S	L	S	L
6/VIII/88	6,7,11	42.9	32.0	9.5	12.5	26.2	22.3
13/VIII/88	8,9,10	44.0	33.0	10.8	14.0	27.5	23.5
22/VIII/88	3,5,12	32.5	23.0	5.4	8.0	19.1	15.5
29/VIII/88	1,2,4	33.1	23.5	9.9	13.0	22.0	18.3
18/ I /89	1,2,3	18.0	10.0	-7.3	-2.5	5.3	3.7
24/ I /89	4,5,12	13.3	7.5	-9.3	-5.5	2.0	1.0
1/ II /89	6,7,8	17.7	9.5	-3.3	-3.0	7.0	3.2
8/ II /89	9,10,11	12.3	9.5	1.0	-1.0	5.6	4.2
5/ VI /89	1,2,4	32.3	16.0	0.3	7.0	16.3	11.5
13/ VI /89	3,5,12	37.5	30.0	13.7	13.0	25.6	21.5
20/ VI /89	6,7,8	35.3	28.0	11.0	13.5	23.2	20.8
27/ VI /89	9,10,11	35.7	24.5	6.7	12.5	21.2	18.5

Area de estudio

Figura 3.1. Patrones de precipitación en la estación meteorológica de Sepúlveda (valores promedio para 1955-1980; Ministerio de Agricultura 1987). Las precipitaciones exceden la isoclina del 90% sólo un año de cada diez, y caen por debajo de la isoclina del 10% con igual frecuencia. Los datos correspondientes a los años de estudio fueron obtenidos del Instituto Nacional de Meteorología (inéditos).



3.2. Tipos de hábitat

El paisaje está dominado (70% del área de estudio) por campos de cultivo de cebada y trigo, con algunas parcelas de girasol en verano. *Anthemis arvensis* L., *Lolium rigidum* Gaudin, *Polygonum aviculare* L. y *Silene vulgaris* Garcke son las especies principales de plantas arvenses. Entre los campos de cultivo se encuentran dos tipos principales de hábitats no cultivados: parameras o eriales arbustivos (8% del área de estudio), que presentan suelos secos y poco desarrollados, y pastizales (15% del área de estudio), con suelos profundos y húmedos. Los primeros presentan elevadas coberturas de vegetación leñosa (principalmente *Thymus zygis* L., *Thymus mastichina* L., *Astragalus granatensis* Lam., *Helianthemum* spp., junto con las herbáceas *Koeleria vallesiana* Gaudin, *Leontodon taraxacoides* Mérat y *Aegilops geniculata* Roth), mientras que en los segundos predominan las plantas herbáceas (fundamentalmente *Trifolium campestre* Schreber, *T. glomeratum* L., *T. arvense* L., *Vulpia myuros* Gmelin y *Agrostis castellana* Boiss. et Reut.) junto con arbustos dispersos de *Rosa* spp. El resto del área de estudio está ocupada por cultivos de chopo o álamo negro (*Populus nigra* L.) a lo largo de los ríos (3%) y por pequeños pueblos (4%). Para más información, ver Tellería et al. 1988 y Díaz 1991a.

5306063329

3.3. Patrones de uso de la tierra

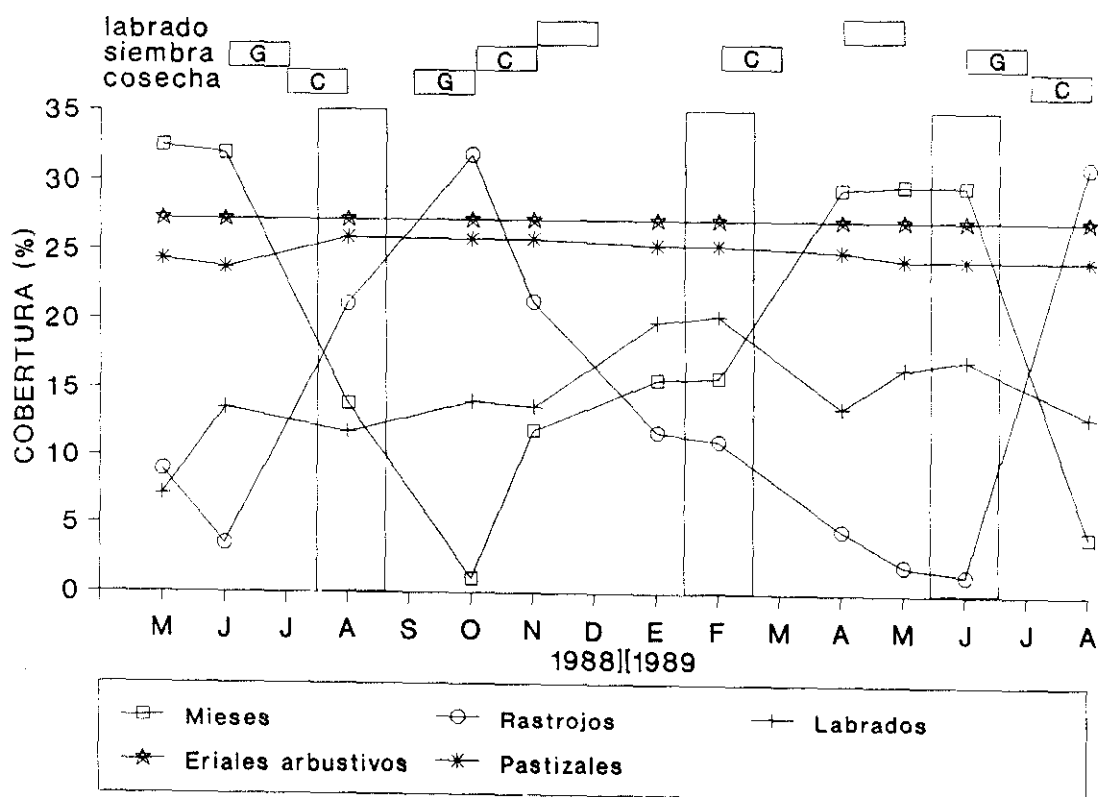
Tanto la fisionomía como la composición florística de los campos de cultivo cambian a lo largo del año, como consecuencia de las labores derivadas del uso humano a que están sometidos (labrado del suelo, siembra, recolección, etc.) Estos cambios permiten definir tres tipos de hábitats temporales: mieses, o cultivos en fase de crecimiento; rastros, entre el momento de la recolección y el siguiente labrado del terreno; y campos labrados, hasta la germinación de las semillas sembradas en ellos. La duración de cada fase para cada campo en particular y su localización en el tiempo varían en función del tipo de ciclo de cultivo a que dicho campo esté sometido (año y vez, alternancia de cereal y girasol, etc.). No obstante, las coberturas medias de estos tres tipos de hábitat siguen un ciclo estacional relativamente fijo (Figura 3.2), resultante de la preponderancia del ciclo de cultivo de año y vez en el área de estudio (Terán y Solé Sabarís 1978).

Por otro lado, tanto los cultivos como los hábitats no cultivados se emplean para el pastoreo extensivo de ovejas desde Mayo a Noviembre. Dentro de los cultivos, se usan fundamentalmente los rastros, sobre todo tras la cosecha del cereal (de hecho, no se pueden labrar los campos inmediatamente después de la cosecha a fin de que las ovejas puedan aprovechar el grano no recogido). La presión de

Area de estudio

pastoreo es de 1 a 1.5 cabezas por hectárea en pastizales y rastros, y de 0.5 cabezas por hectárea en eriales arbustivos (Ministerio de Agricultura 1980).

Figura 3.2. Cambios de uso de la tierra durante el periodo de estudio, basados en visitas periódicas a las parcelas de estudio (ver Capítulo 4) en las que se anotaban los porcentajes de cobertura de cada tipo de hábitat, sumándose a continuación los resultados de las doce parcelas. Los rectángulos indican las fechas en que se realizaron los muestreos (ver texto para más detalles). En la parte superior de la figura se indican las épocas en que se realizan las principales labores agrícolas, según Ministerio de Agricultura (1982), Tellería et al. (1988), y mis propias observaciones. G y C indican girasol y cereal, respectivamente.



Capítulo 4

DISEÑO DE MUESTREO Y VARIABLES CONSIDERADAS

DISEÑO DE MUESTREO Y VARIABLES CONSIDERADAS

4.1. Diseño de muestreo

Se establecieron doce parcelas de 400 x 400 m (16 ha), siguiendo los siguientes criterios: 1) fácil acceso a través de carreteras o caminos; 2) características florísticas y fisionómicas representativas del área de estudio (Tellería et al. 1988); y 3) diversidad de combinaciones de los tres tipos principales de hábitat presentes en el área de estudio (campos de cultivo, pastizales y eriales arbustivos; los cultivos de chopo y los pueblos no se muestrearon debido a su baja cobertura y al hecho de que su funcionamiento es relativamente independiente del de los hábitats deforestados; Tellería et al. 1988 y en prep.). La ubicación de las parcelas dentro del área de estudio, así como la distribución espacial de los tres tipos de hábitat en cada una de ellas, puede verse en la Figura 4.1.

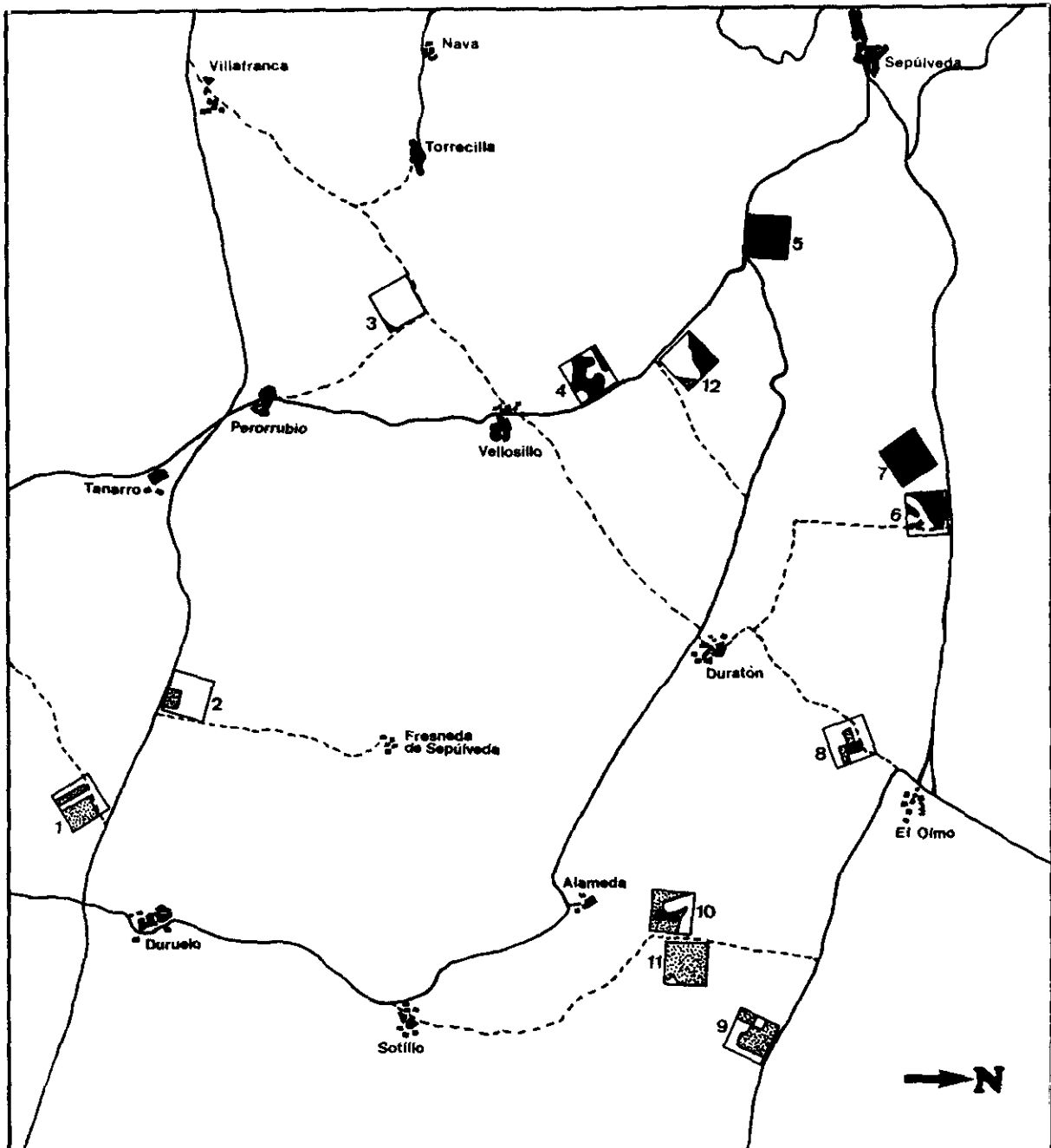
En cada parcela se situaron veintidós puntos de muestreo (Figura 4.2), estratificados según la cobertura de los cinco tipos de hábitat definidos (mieses, rastrojos, labrados, pastizales y eriales arbustivos; ver Apéndice A). Dichos puntos se ubicaron a distancias de 20 pasos (unos 18 m) a lo largo de un transecto lineal. Sólo pudieron estudiarse

simultáneamente tres parcelas por semana debido a limitaciones logísticas, con lo que el muestreo completo de las doce parcelas duraba un mes. El protocolo se repitió en verano (Agosto-Septiembre de 1988, inmediatamente después de la cosecha del cereal), invierno (Enero-Febrero de 1989) y primavera (Junio de 1989). Los puntos de muestreo no se ubicaron exactamente en los mismos lugares en estos tres periodos, pero sí en sus proximidades (dentro de un radio de unos 10 m).

Tanto las condiciones meteorológicas como el estado fenológico de la vegetación fueron uniformes a lo largo de cada periodo de muestreo; no obstante, la fase lunar, y por tanto los niveles de iluminación nocturna, fueron cambiando de semana en semana. Por ello se intentaron muestrear simultáneamente grupos de tres parcelas en los que estuviesen representados todos los tipos de hábitat (ver Apéndice A). Cada noche de muestreo se clasificó como sin luz (luna nueva) o con luz (resto de fases lunares, ya que no hubo nubosidad nocturna durante los periodos de estudio [Simonetti 1989]).

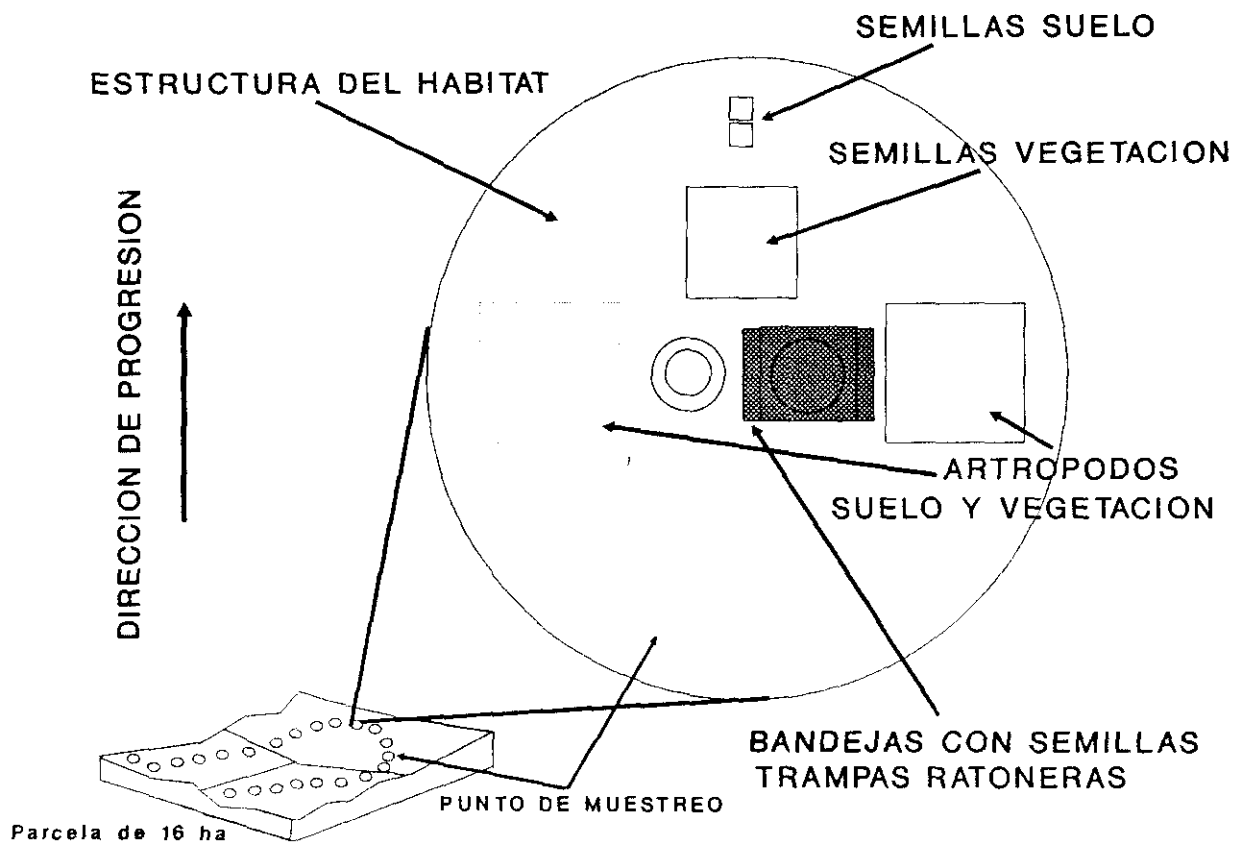
Diseño de muestreo y variables

Figura 4.1. Situación de las doce parcelas en el área de estudio, y distribución espacial de los tres tipos principales de hábitats deforestados en cada una de ellas (relleno: eriales arbustivos; punteado: pastizales; vacío: cultivos). Escala 1:50000.



Diseño de muestreo y variables

Figura 4.2. Esquema de la ubicación de los puntos de muestreo en cada parcela y de las variables que en ellos se medían.



4.2. Calendario de muestreo

4.2.1. Tasas de depredación de semillas

Se colocaron en cada punto de muestreo bandejas con semillas (Figura 4.2) el primer día de cada semana de muestreo, una destinada a medir el consumo de semillas por parte de vertebrados y la otra por invertebrados (Mares y Rosenzweig 1978 Abramsky 1983, Morton 1985). Las bandejas para vertebrados consistían en una placa Petri de plástico (9 cm de diámetro) pegada en la parte superior de un vaso de plástico de 12 cm de altura. Este vaso se enterraba 7 cm en el suelo, quedando la bandeja elevada 5 cm sobre éste, poniéndose además una banda adhesiva de 1.5 cm de anchura justo bajo la placa Petri para impedir el acceso de las hormigas (Morton 1985, y observación personal). Las bandejas para invertebrados fueron también placas Petri de plástico colocadas en el suelo, provistas de cuatro entradas opuestas de 1.5 cm de anchura cortadas en el borde, y cubiertas por una caja de malla de plástico de 1 cm para evitar interferencias por parte de vertebrados granívoros (Andersen y Asthon 1985).

En cada estación se pusieron 9 g de semillas de alpiste (*Phalaris canariensis* L.) al anochecer, revisándose al amanecer y al anochecer del segundo día, momento en el cual

eran retiradas. Las bandejas para vertebrados se dejaron una noche más, retirándose al amanecer del día siguiente. Cuando se apreció consumo de semillas por vertebrados (que siempre se alimentaron en las bandejas, dejando las cáscaras de las semillas -y normalmente algunos excrementos- en ellas), las bandejas se rellenaron con otros 9 g de semillas, recogiendo los restos no consumidos en bolsas de plástico etiquetadas. En el caso de los invertebrados, que no dejaron restos visibles de su actividad, las semillas que quedaban en las bandejas se recogían en todos los casos, sustituyéndose por una nueva dosis de 9 g. Estos restos se secaban a continuación al aire y se pesaban en el laboratorio (error intrínseco=0.5 g) para determinar el peso de semillas consumido. No se detectó consumo diurno de semillas (atribuible a aves; ver Morton 1985), y los resultados de las dos noches consecutivas (atribuibles a roedores) fueron muy similares, con lo que los datos de cada una fueron promediados para cada punto de muestreo.

4.2.2. Abundancia de roedores y especies presentes

Tras retirar las bandejas, se colocaron dos trampas ratoneras en cada punto de muestreo para determinar la especie de roedor que presumiblemente había consumido las semillas ofrecidas, así como para obtener una estima de los

patrones de abundancia de estos animales (Figura 4.2). Se empleó este método por su mayor efectividad en la captura de la especie de roedor granívoro más común en el área de estudio, el Ratón de Campo *Apodemus sylvaticus* L. (Alcántara 1986, Tellería et al. 1987). Las trampas actuaron durante dos noches consecutivas, determinándose todos los animales capturados a nivel de especie.

4.2.3. Distancia al hormiguero más próximo

Se midió la distancia de cada bandeja al hormiguero más próximo, buscando cuidadosamente en un radio de 10 m de las bandejas (un estudio previo realizado en Junio de 1988 mostró que las bandejas situadas a más de 10 m de un hormiguero no eran visitadas en un periodo de 24 h; Díaz datos inéditos). En algunos casos (14 de las 186 revisiones positivas), las hormigas (siempre *M. capitatus*) estaban activas en el momento de la revisión, con lo que el hormiguero se encontraba fácilmente siguiendo a las obreras. En ninguno de estos casos hubo otros hormigueros más próximos a la bandeja que el del que procedían las obreras seguidas.

4.2.4. Estructura del hábitat

Las horas de luz de los dos días de trampeo se emplearon para caracterizar fisionómicamente el área en torno a los puntos de muestreo. Esta caracterización se realizó a dos escalas espaciales: paisaje y microhábitat. Cada punto de muestreo se asignó al tipo de hábitat en que estaba ubicado, estimándose además las coberturas de ocho elementos paisajísticos sobre un círculo de 25 m de radio centrado en las bandejas/trampas ratoneras (Apéndice B). La caracterización a escala de microhábitat se realizó mediante la estima de una serie de variables fisionómicas en un círculo de 1 m² centrado en las bandejas/trampas (ver Figura 4.2 y Apéndice B). Para ello se estimaron visualmente las coberturas de suelo desnudo, piedras, hojarasca, caméfitos (pequeños arbustos de menos de 5 cm de altura, fundamentalmente *Thymus zygis* y *Helianthemum spp.*), arbustos (de más de 5 cm de altura y con suficiente espacio bajo su copa para permitir los movimientos de los roedores; fundamentalmente *Astragalus granatensis*, *Thymus mastichina* y *Rosa spp.*), plantas herbáceas, y musgos y líquenes, estimándose también la altura máxima y media de la vegetación (Duesert y Sughart 1978).

4.2.5. Abundancia de alimento

4.2.5.1. Semillas

Una vez finalizado el trampeo, se midieron las abundancias de semillas y frutos en el suelo y la vegetación (Figura 4.2). Las muestras de suelo se tomaron a 50 cm de las bandejas en la dirección del transecto, presionando dentro del suelo hasta 1 cm de profundidad dos bastidores metálicos contiguos de 3.8 x 3.8 cm (Price y Reichmann 1987). El suelo recogido con los dos bastidores se juntó en bolsas de plástico etiquetadas. A continuación las muestras se secaban al aire en el laboratorio durante un mes, y se lavaban a través de cedazos de 4, 2, 1 y 0.6 mm de luz de malla tras tratarlas con una mezcla dispersante del suelo (5 g de bicarbonato de sodio, 10 g de hexametáfosfato de sodio y 200 cm³ de agua por cada 100 g de suelo; Carretero 1977). Las semillas y frutos retenidos se contaron a continuación con la ayuda de una lupa binocular. Las muestras de vegetación se tomaron cortando cuidadosamente todas las plantas con semillas situadas en un cuadrado de 20 x 20 cm situado a 15 cm de las bandejas, de nuevo en la dirección del transecto. Todos los frutos y semillas maduros presentes fueron a continuación contados en el laboratorio.

4.2.5.2. Artrópodos

La disponibilidad de artrópodos se midió mediante conteos directos (Cooper y Whitmore 1990) realizados sobre bastidores de madera de 0.25 x 0.25 m (Díaz y Carrascal 1991), situados alternativamente a derecha e izquierda de las bandejas/trampas (Figura 4.2). A las 22 muestras por parcela así tomadas se añadieron ocho adicionales, también estratificadas según las coberturas de los cinco tipos de hábitat y separadas 20 pasos según un transecto lineal. Se anotaban los artrópodos localizados en el interior del bastidor durante un minuto de búsqueda en el suelo y la vegetación, así como los que salían de él al situarlo en el suelo. Los animales localizados se asignaron visualmente tras un periodo de entrenamiento a clases de longitud de 3 mm, desestimando los de longitud inferior a 1 mm, y se determinaron al nivel taxonómico más bajo posible (normalmente orden o familia). Los conteos se realizaron durante la mañana en primavera, primeras horas de la mañana y últimas de la tarde en verano, y en las horas centrales del día en invierno, a fin de hacer coincidir los censos con los periodos de máxima actividad de la comunidad de artrópodos. Se tomó además la temperatura a nivel del suelo en cada conteo de 1 minuto, suspendiendo el censo temporalmente si bajaba de 5-6°C (invierno) o subía de 40 (primavera y verano).

4.2.6. Abundancia de hormigueros

Los hormigueros se censaron en Agosto de 1988 y 1989 mediante el conteo de los nidos activos presentes en 30 transectos lineales de 50 x 1 m por parcela (Levieux 1969, 1972), estratificados en función de las coberturas de los cinco tipos de hábitat previamente definidos (Tabla 4.1). El trabajo de campo se llevó a cabo inmediatamente después de la cosecha del cereal a fin de maximizar la detectabilidad de los hormigueros en los cultivos (los nidos situados en los escasos campos de girasol, así como en rastrojos y labrados, se localizaban fácilmente, ya que la cobertura de vegetación a nivel del suelo es muy escasa en estos cultivos). Los censos se realizaron en las primeras horas de la mañana y últimas de la tarde (periodos ambos de elevada actividad de búsqueda de alimento fuera del nido; Acosta et al. 1985, y observaciones personales) siempre que fue posible, a fin de identificar la especie a que pertenecían los hormigueros localizados. Cuando no se encontraron obreras buscando alimento, los hormigueros se consideraron activos si había restos recientes de semillas en los domos que rodean las entradas de los nidos. Los transectos no se ubicaron en los mismos lugares en ambos años de estudio, aunque sí en zonas próximas (dentro de un radio de unos 30 m).

Diseño de muestreo y variables

Tabla 4.1. Número de transectos de 50 x 1 m, realizados para el estudio de los patrones de ubicación de los hormigueros de hormigas granívoras, según todas las posible combinaciones de tipo de hábitat, parcela y año de estudio. Se dan separadamente el número de transectos en que se midieron variables fisionómicas a escala de microhábitat y paisaje (M), y sólo a escala de paisaje (P), en torno a los hormigueros localizados en ellos (ver texto).

parcela	año	ERIALES			PASTIZALES			CULTIVOS		
		P	M	T	P	M	T	P	M	T
01	1988	-	-	-	12	6	18	8	4	12
	1989	-	-	-	10	5	15	10	5	15
02	1988	-	-	-	4	2	6	16	8	24
	1989	-	-	-	4	2	6	16	8	24
03	1988	-	-	-	2	1	3	18	9	27
	1989	-	-	-	2	1	3	18	9	27
04	1988	8	4	12	-	-	-	12	6	18
	1989	8	4	12	-	-	-	12	6	18
05	1988	20	10	30	-	-	-	-	-	-
	1989	20	10	30	-	-	-	-	-	-
06	1988	8	4	12	-	-	-	12	6	18
	1989	10	5	15	-	-	-	10	5	15
07	1988	20	10	30	-	-	-	-	-	-
	1989	10	10	20	-	-	-	-	-	-
08	1988	2	1	3	2	1	3	16	8	24
	1989	2	1	3	2	1	3	16	8	24
09	1988	-	-	-	12	6	18	8	4	12
	1989	-	-	-	12	6	18	8	4	12
10	1988	2	1	3	10	5	15	8	4	12
	1989	2	1	3	8	4	12	10	5	15
11	1988	-	-	-	18	9	27	2	1	3
	1989	-	-	-	18	9	27	2	1	3
12	1988	4	2	6	4	2	6	12	6	18
	1989	4	2	6	4	2	6	12	6	18

Los puntos en que se ubicaban los hormigueros encontrados se caracterizaron a dos escalas espaciales: paisaje y microhábitat. Los transectos se situaron de forma que, siempre que fuese posible, formasen dos líneas continuas a través de cada parcela censada, ambas estratificadas (ver más arriba). Una de ellas incluía 20 transectos y la otra los 10 restantes. Cada transecto se asignó a la parcela y tipo de hábitat en que fue realizado (Tabla 4.1), y todos los nidos localizados se caracterizaron mediante la estima de las coberturas de seis elementos paisajísticos en un radio de 25 m (ver 4.2.3; los tres estados fenológicos de los cultivos se agruparon dadas las bajas densidades de hormigueros encontradas en este tipo de hábitat). Los hormigueros localizados en las líneas de 10 transectos se caracterizaron además a la escala espacial de microhábitat mediante la estima de una serie de variables fisionómicas sobre un círculo de 1 m² centrado en la entrada del hormiguero (ver 4.2.3). Dado que estas variables fueron las mismas que las que se usaron para caracterizar la localización de las bandejas/trampas ratoneras, los datos obtenidos en el muestreo realizado en el verano de 1988 se usaron como controles, representativos de las condiciones medias del área de estudio, con los que comparar las características diferenciales de los lugares de ubicación de los hormigueros.

4.2.7. Abundancia de aves

Se realizaron censos de las aves presentes en las doce parcelas de 400 x 400 m, tres por parcela durante el muestreo de verano, cinco en el de invierno, y dos en el de primavera. El número de repeticiones trató de compensar en lo posible la agregabilidad y/o vagilidad de las poblaciones de aves en cada época del año. En cada censo se recorría toda la parcela siguiendo un transecto cuadrangular, de forma que fuesen levantadas todas las aves que ocupaban la parcela en el momento del censo (Tellería et al. 1988). Se anotó el número de aves observadas de cada especie y el tipo de hábitat que ocupaban cuando fueron levantadas en cada parcela y censo.

Capítulo 5

ESTRUCTURA DEL HABITAT

ESTRUCTURA DEL HABITAT

Los patrones de covariación de las variables fisionómicas se exploraron mediante la realización de un análisis de componentes principales con los datos primaverales (época de máximo desarrollo de la vegetación), calculando a continuación las coordenadas de los puntos de muestreo estivales e invernales en los factores obtenidos (Capen 1981). Las coberturas fueron normalizadas mediante la transformación arcoseno, mientras que la altura media de la vegetación se transformó logarítmicamente (Sokal y Rohlf 1981). Los dos primeros factores obtenidos representan dos gradientes multivariantes de las características del hábitat que reflejan factores potencialmente importantes para los granívoros de medios cerealistas (ver Capítulo 1). El primer factor representa un gradiente de biomasa vegetal, mientras que el segundo se puede interpretar como un gradiente de intensidad de uso humano. Este segundo factor se correlaciona positivamente con las características típicas de los eriales arbustivos (no cultivados y escasamente pastados), tales como suelos pedregosos y elevadas coberturas de caméfitos, musgos y líquenes, y negativamente con aquéllas que describen los labrados y rastrojos (cultivados e intensamente pastoreados, y caracterizados por elevadas coberturas de suelo desnudo y hojarasca). La cobertura de arbustos no se correlacionó significativamente con ninguno de estos dos gradientes (Tabla 5.1). No obstante, y en vista de que numerosos estudios

Estructura del hábitat

demuestran el fuerte efecto que tiene la cobertura de arbustos sobre los patrones de uso del espacio de los animales que habitan medios deforestados (por ejemplo, Parmenter y MacMahon 1983, Wiens 1985, Rissing 1988), esta variable se utilizó de manera independiente en todos los análisis. Los resultados obtenidos en los muestreos de verano e invierno se resumen en la Figura 5.2.

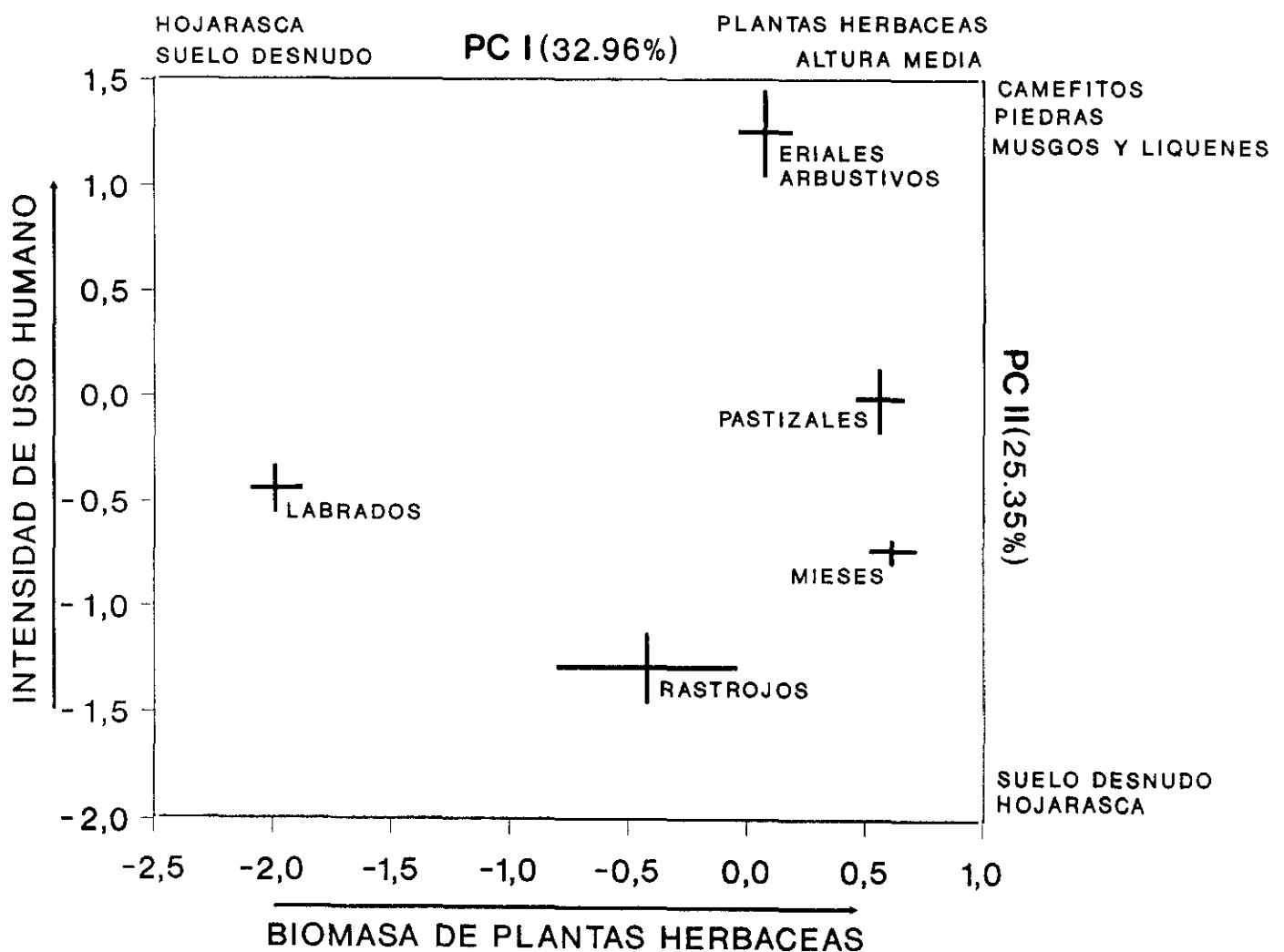
Tabla 5.1. Coeficientes de correlación entre las variables fisionómicas y los dos primeros factores obtenidos en el Análisis de Componentes Principales de la estructura del hábitat.

VARIABLE	PC I	PC II
cobertura de piedras	-0.18**	0.74***
cobertura de suelo desnudo	-0.81***	-0.40***
cobertura de herbáceas	0.94***	-0.07
cobertura de caméfitos	-0.01	0.77***
cobertura de arbustos	-0.01	0.12
cobertura de hojarasca	-0.51***	-0.41***
cobertura de musgo y líquenes	0.23**	0.71***
altura media de la vegetación	0.87***	-0.16*
autovalor	2.63	2.03
% varianza	32.96	25.35

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. $gl = 263$.

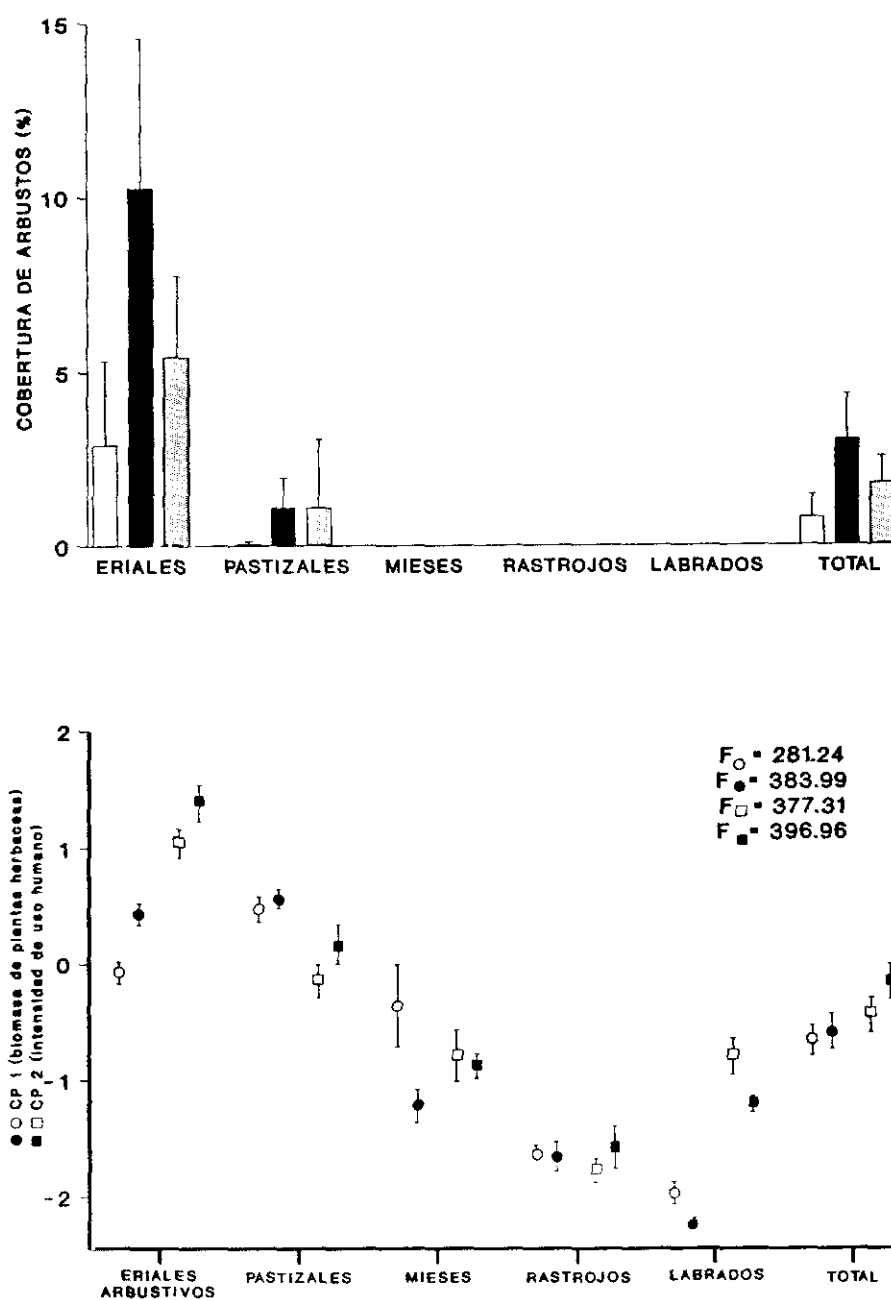
Estructura del hábitat

Figura 5.1. Coordenadas medias en primavera (± 2 errores estandar; ver Apéndice A para los tamaños de muestra) de los cinco tipos de hábitat en el plano definido por los componentes principales 1 y 2 resultantes del análisis de las variables fisionómicas. Se muestra también el porcentaje de la varianza explicado y las variables significativamente correlacionadas (para $p < 0.001$) con cada componente principal.



Estructura del hábitat

Figura 5.2. Valores medios de las características fisionómicas para los cinco tipos de hábitat y el conjunto del área de estudio en verano e invierno (barras y símbolos vacíos y llenos, respectivamente; las barras punteadas corresponden a la cobertura primaveral de arbustos). Las líneas verticales representan dos errores estándar (ver Apéndice A para los tamaños de muestra). Los valores de la F se refieren a los resultados de los análisis de la varianza ($gl=4,259$; $p<<<0.001$) realizados para analizar las diferencias entre hábitats para cada época.



Capítulo 6

PATRONES DE DISTRIBUCION
ESPACIAL Y TEMPORAL
DE LA ABUNDANCIA DE RECURSOS
TROFICOS

PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE RECURSOS TROFICOS

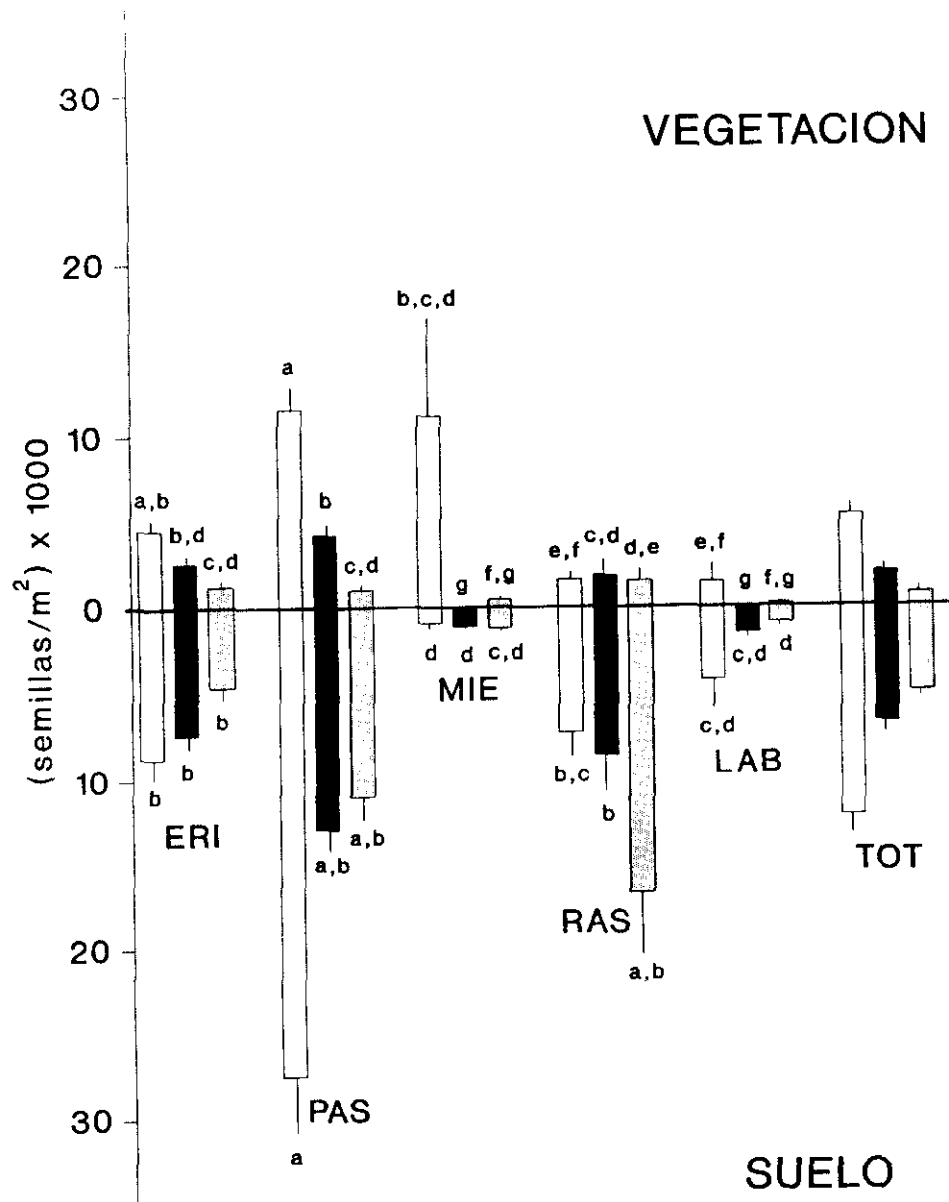
6.1. Semillas

6.1.1. Patrones de abundancia

Las abundancias medias de semillas fueron mayores en el suelo que en la vegetación en todos los hábitats y épocas (prueba de la t para datos emparejados, transformados logarítmicamente, $p < 0.01$ [Sokal y Rohlf 1981]; ver Figura 6.1), excepto en las mieses en verano, donde las diferencias no fueron significativas ($t_{21} = 0.361$; $p > 0.05$). Los análisis de la varianza de clasificación doble (datos transformados logarítmicamente) para cada localización de las semillas mostraron fuertes efectos ($p \ll 0.001$) de ambos factores (hábitat y época), así como de su interacción, excepto en el caso del efecto de la época del año sobre la abundancia de semillas en el suelo, que sólo fue marginalmente significativo ($F_{2,777} = 2.73$, $p = 0.066$). La abundancia de semillas fue máxima en verano y mínima en primavera tanto en el suelo como en la vegetación. Las máximas abundancias se encontraron en los pastizales en verano (tanto en el suelo como en la vegetación), mientras que las mínimas aparecieron en las campos labrados y mieses en las tres épocas del año. Eriales arbustivos y rastrojos presentaron abundancias intermedias, aunque más próximas a las de pastizales que a las de mieses y labrados (Fig. 6.1).

Distribución y abundancia de recursos tróficos

Figura 6.1. Valores medios (\pm error estándar) del número de semillas según época del año (barras vacías: verano; barras llenas: invierno; barras punteadas: primavera), tipo de hábitat (ERI: eriales arbustivos; PAS: pastizales; MIE: mieses; RAS: rastrojos; LAB: labrados; TOT: conjunto del área de estudio), y localización (vegetación o capa superficial del suelo). Las medias que comparten las mismas letras no difirieron significativamente entre ellas (pruebas de Tukey para cada localización de las semillas, realizadas sobre datos transformados logarítmicamente). Ver Apéndice A para los tamaños de muestra.



Los resultados obtenidos se encuentran dentro del rango de variación de los tamaños del banco de semillas en los tipos de hábitat estudiados. Así, las abundancias de semillas medidas en la capa superficial del suelo (1 cm) en cultivos cerealistas variaron entre 320 y 4890 semillas m^{-2} (resultados de siete estudios realizados en Europa y Canadá; Cavers y Benoit 1989. Las densidades medias tabuladas en esta revisión se dividieron por el espesor de la capa de suelo muestreada -normalmente 15 cm- para obtener las densidades en la capa superficial del suelo. Esta corrección se basa en la comprobada distribución uniforme en profundidad de las semillas en suelos roturados periódicamente; Roberts 1981). Las abundancias medidas en pastizales variaron entre 406 y 31344 semillas m^{-2} (datos de 19 estudios realizados en Norteamérica, Europa, Japón y Tasmania; Rice 1989. No se aplicó ningún factor de corrección para el espesor de suelo muestreado dado que en suelos estables las semillas tienden a acumularse en superficie; Roberts 1981). No se encontraron datos sobre medios comparables a los eriales arbustivos estudiados en este trabajo, aunque sus menores densidades con respecto a los pastizales parecen ajustarse a la relación inversa entre el tamaño del banco de semillas y la edad dentro de la sucesión ecológica (Thompson 1978).

6.1.2. Composición taxonómica

las semillas encontradas en el suelo y en la vegetación se determinaron hasta el nivel taxonómico más detallado posible con la ayuda de una colección de comparación realizada en el área de estudio. Se encontraron semillas de un total de 270 morfoespecies de 34 familias (33 más indeterminadas), 243 de las cuales (90%) se determinaron hasta el nivel de familia, 217 (88.4%) a nivel de género, y 184 (68.1%) a nivel de especie, quedando 27 (10%) sin identificar (Apéndice C). La distribución de abundancias por familias según hábitats, épocas del año y localización de las semillas se detalla en la Tabla 6.1. Las semillas de Gramíneas y Leguminosas fueron dominantes en los hábitats no cultivados en todas las épocas del año, constituyendo entre el 40 y el 70% de las semillas del suelo y entre el 42 y el 76% de las de la vegetación (ver Roberts 1981, Rice 1989). En los cultivos estos porcentajes variaron entre el 1 y el 46% de las semillas del suelo y el 1 y el 100% de las de la vegetación, siendo también importantes las semillas de Poligonáceas (5-44% y 0-19% en suelo y vegetación, respectivamente), y ocasionalmente las de Borragináceas (72% de las semillas del suelo en mieses durante el verano) y las de Compuestas. Estas cinco familias, junto con Cariofiláceas y Portulacáceas, constituyeron entre el 59 y el 96% de las semillas del suelo y entre el 64 y el 100% de las de la vegetación en todos los hábitats y épocas del año.

Distribución y abundancia de recursos tróficos

Tabla 6.1. Abundancias medias (número de semillas por metro cuadrado) según familias de plantas (para las abreviaturas en la Figura 6.1) y localización (suelo o vegetación).

péndice C), épocas del año, tipos de hábitat (abreviaturas como

FAM.	VERANO										INVIERNO										PRIMAVERA											
	SUELO					VEGETACION					SUELO					VEGETACION					SUELO					VEGETACION						
	ERI	PAS	NIE	RAS	LAB	ERI	PAS	NIE	RAS	LAB	ERI	PAS	NIE	RAS	LAB	ERI	PAS	NIE			AB	ERI	PAS	NIE	RAS	LAB	ERI	PAS	NIE	RAS	LAB	
AM	-	5	-	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-
AB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BR	4	132	1699	219	146	1	45	25	10	23	126	111	200	356	124	-	4	-	-	-	-	29	100	100	2539	64	-	-	-	-	-	-
CM	-	5	-	-	-	3	7	-	-	-	-	-	-	-	-	7	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CA	672	2067	-	1169	31	68	218	2436	54	3	229	1816	-	1049	228	97	110	-	-	-	-	229	1172	87	2192	8	36	49	-	-	-	-
CY	4	117	-	-	-	-	7	-	-	-	4	95	7	-	-	-	53	-	-	-	-	63	111	4	-	-	-	-	-	-	-	-
CT	168	152	-	-	-	493	265	-	-	-	526	356	-	-	-	758	127	-	-	-	-	92	-	-	-	-	287	88	-	-	-	-
CP	1676	1558	-	346	62	1318	438	-	932	693	999	777	15	1773	13	133	551	-	-	-	-	692	536	13	1923	8	322	103	-	-	-	-
CV	-	10	-	8	-	-	1	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CR	44	290	-	515	-	-	1	-	10	-	9	159	7	20	76	4	8	-	-	-	-	9	111	21	307	-	-	46	-	25	-	-
DI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ES	-	15	31	358	-	-	136	-	31	-	24	5	-	556	48	-	9	-	-	-	-	-	11	70	1962	48	8	-	70	-	-	-
BU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
GE	49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	117	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	87	5	-	-	-	4	-	-	-	-	-
GR	1874	10922	-	3158	2161	1569	5455	7484	251	667	1292	2343	7	923	131	789	1551	-	-	-	-	580	2541	236	3616	24	684	518	261	1358	72	-
JU	-	188	-	21	10	24	888	-	14	28	9	47	7	136	-	4	87	-	-	-	-	-	-	-	230	-	-	-	-	-	-	-
LB	484	30	31	16	10	202	33	-	28	-	424	42	15	10	6	66	-	-	-	-	-	156	44	17	76	-	4	-	-	-	-	-
LI	-	-	-	-	-	57	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PP	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	10	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PL	1587	8666	31	143	20	355	3251	-	10	-	1872	4879	46	482	13	442	1559	-	-	-	-	1453	5160	52	38	96	14	101	-	-	-	-
PG	14	10	-	-	-	-	20	-	-	-	131	47	-	10	-	-	1	-	-	-	-	19	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PU	-	10	-	-	-	-	18	-	-	-	-	10	7	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PO	212	5	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58	-	-	-	-	29	1	-	-	-	-
PY	93	2714	346	337	1479	175	494	100	363	14	39	1656	469	1468	415	1	-	-	-	-	-	121	804	241	2885	225	-	-	-	-	-	-
PT	4	397	-	532	115	-	-	-	-	-	24	346	100	304	-	-	-	-	-	-	-	14	178	17	-	306	-	-	-	-	-	-
PR	875	5	-	29	20	-	102	-	5	-	507	10	-	755	131	-	-	-	-	-	-	390	-	52	115	8	51	-	-	-	-	-
CH	-	-	220	206	104	-	-	-	159	-	-	-	76	157	235	-	-	-	-	-	-	19	5	100	-	112	-	-	-	-	-	-
RA	-	15	-	12	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	20	-	6	-	-	-	-	-	5	4	-	8	-	3	5	-	-	-
RO	59	35	-	-	-	11	5	-	-	-	156	15	-	-	-	1	-	-	-	-	-	48	16	-	-	-	9	19	-	-	-	-
RU	237	15	-	16	-	161	27	-	-	-	34	5	-	-	-	30	2	-	-	-	-	87	5	-	-	-	4	24	5	-	-	-
SO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UM	44	20	-	46	-	89	-	-	50	-	34	58	-	388	-	16	15	-	-	-	-	24	72	-	577	-	13	-	1	-	-	-
VA	39	50	-	-	-	1	-	-	-	-	126	42	-	-	6	-	-	-	-	-	-	73	44	-	76	-	23	-	-	-	-	-
DS	563	50	-	8	73	-	4	-	-	-	107	47	100	230	110	34	66	-	-	-	-	424	78	201	269	32	-	-	-	-	-	-
TOT	8715	27492	2360	7191	4239	4534	11427	10045	1924	1429	6817	12896	1069	8635	1585	2591	4167	-	-	-	-	4681	11024	1231	16812	942	1500	956	343	1383	72	-

6.1.3. Composición nutritiva y contenido energético

Los pesos medios de cada especie de semilla se estimaron midiendo semillas intactas y secadas al aire, tomadas al azar de las muestras de suelo y vegetación. Siempre que fue posible se pesaron al menos diez semillas de cada morfoespecie, individualmente o en grupos de cinco a diez, con una balanza electrónica (error intrínseco: 0.1 mg). Se midieron semillas completas, eliminándose sólo las cubiertas muy desarrolladas (por ejemplo, en *Sanguisorba minor* o *Xanthium spinosum*) y las estructuras anejas tales como pelos largos (el vilano de las Compuestas) o ganchos y aristas (Gramíneas, cubierta seminal de *Ranunculus arvensis*, etc.).

La composición nutritiva y el contenido energético medios de las semillas según familias de plantas se obtuvieron de la bibliografía. Los porcentajes de agua, cenizas, proteínas y grasas se tomaron de Earle y Jones (1962). Los porcentajes de hidratos de carbono se calcularon restando de cien los porcentajes de agua, cenizas, proteínas y grasas (Becker 1961, Díaz 1990). El contenido energético se calculó usando los valores: grasas: 38.94 kJ/g; proteínas e hidratos de carbono: 17.17 kJ/g (Glück 1985, Díaz 1990). Estos cálculos se realizaron para cada muestra de semillas tabulada en Earle y Jones (1962), promediando a continuación los resultados según familias de plantas (Figura 6.2). Los

valores obtenidos fueron muy parecidos a los encontrados en dos estudios independientes de los contenidos energéticos de las semillas de varias familias de plantas (Kendeigh y West 1965, Cummins y Wuycheck 1971; ver Figura 6.2B), apoyando la validez de los resultados obtenidos y permitiéndonos emplear los valores dados por Cummins y Wuycheck (1971) para una familia adicional, las Juncáceas.

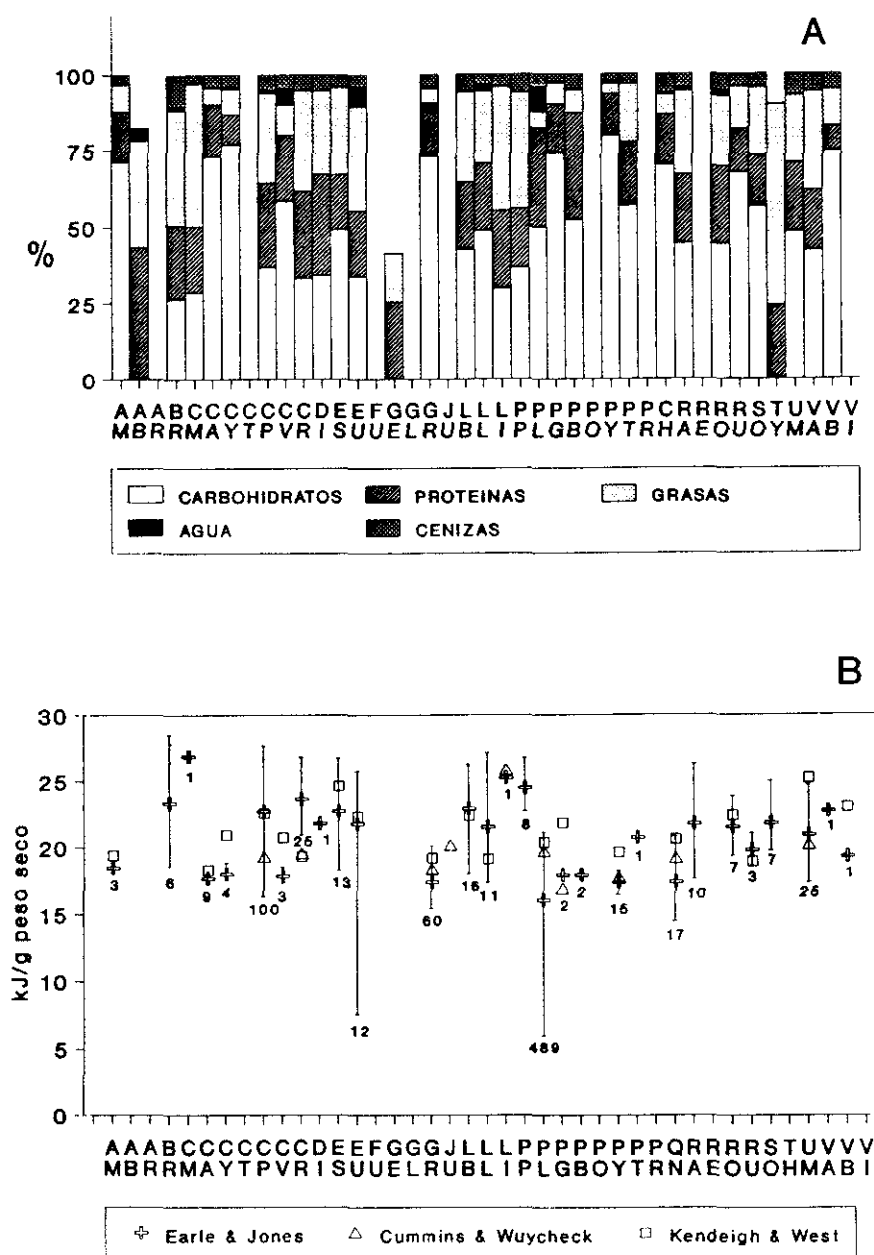
A partir de estos datos, se calculó la abundancia media de energía por unidad de superficie multiplicando las densidades medias de cada especie de semilla por sus pesos frescos medios, sumando los resultados para cada familia, después multiplicando estos pesos por el contenido energético medio de cada familia tras corregir para el contenido medio en agua, y sumando por último los valores obtenidos según hábitats, épocas del año y localizaciones de las semillas (suelo o vegetación). Los pesos de las semillas no identificadas, junto con aquéllas pertenecientes a familias para las que no se encontró información acerca de sus contenidos energéticos (Ambrosianaceae, Cistaceae, Geraniaceae, Polygalaceae, y Primulaceae; ver Figura 6.2), se transformaron en unidades energéticas multiplicándolos por los valores medios del contenido en agua y energía de dos familias adicionales, presentes en el área de estudio pero no detectadas en las muestras de suelto y vegetación (Liliaceae y Verbenaceae; ver Figura 6.2 y Apéndice C). Estas semillas comprendieron entre el 0% (mieses en verano en el suelo, y

cultivos en general en la vegetación) y el 22-31% (eriales arbustivos en primavera e invierno, en el suelo y en la vegetación, respectivamente) de las semillas encontradas (Tabla 6.1). Por otro lado, las siete familias más comunes representaron un elevado porcentaje de las semillas encontradas en todos los hábitats, épocas del año y localizaciones (ver más arriba), estando su valor nutritivo extensamente documentado en la bibliografía consultada (Figura 6.2).

Las cantidades estimadas de energía en forma de semillas fueron del orden de los 10^7 kJ/10 ha (10^2 kJ/m²) en todos los hábitats, épocas del año, y localizaciones de las semillas (Figura 6.3). Estos valores oscilaron en la vegetación entre los 6.9×10^7 kJ/10 ha de los pastizales en verano y los 0×10^7 kJ/10 ha de mieses y labrados en invierno. Las cantidades en el suelo variaron entre los 4.4×10^7 kJ/10 ha de los pastizales en verano y los 0.1 de las mieses en primavera. Estos patrones fueron en general diferentes de los mostrados por las abundancias numéricas de semillas (coeficientes de correlación de orden de Spearman, $p < 0.05$ para suelo y vegetación en primavera, $p > 0.05$ en el resto de los casos; $n=5$ tipos de hábitat), aunque se mantuvo la preponderancia de los medios no cultivados y los rastrojos, y las bajas abundancias de semillas mostradas por mieses y labrados.

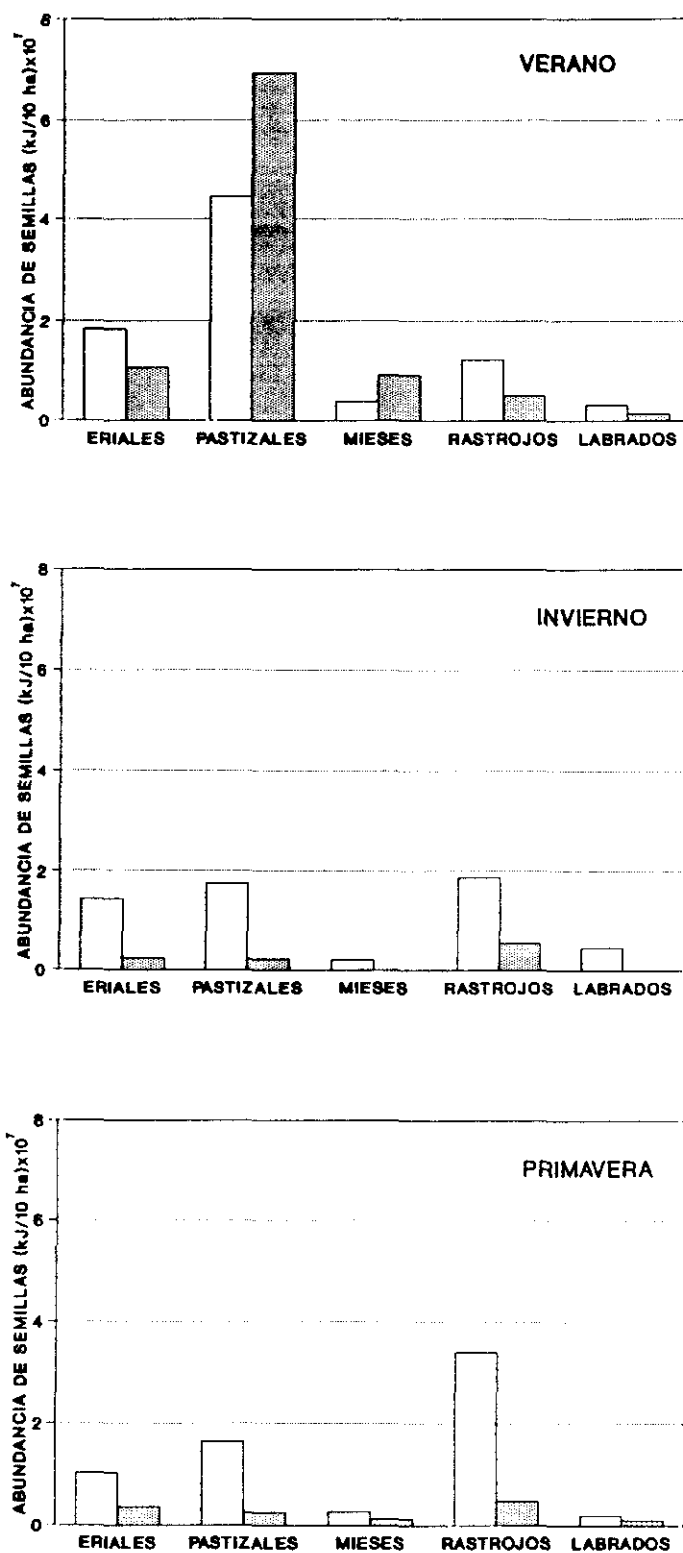
Distribución y abundancia de recursos tróficos

Figura 6.2. Composición nutritiva (A) y contenido energético (B) medios de las semillas de las familias de plantas presentes en el área de estudio (E. Pangua en prep., y observaciones personales). Las líneas verticales y los números representan los rangos de valores obtenidos y el número de muestras de semillas para cada familia tabuladas en Earle y Jones (1962), respectivamente (ver texto para más detalles). Abreviaturas como en el Apéndice C.



Distribución y abundancia de recursos tróficos

Figura 6.3. Cantidades medias estimadas de energía en forma de semillas según medios, épocas del año y localización (Barras vacías: suelo; barras punteadas: vegetación).



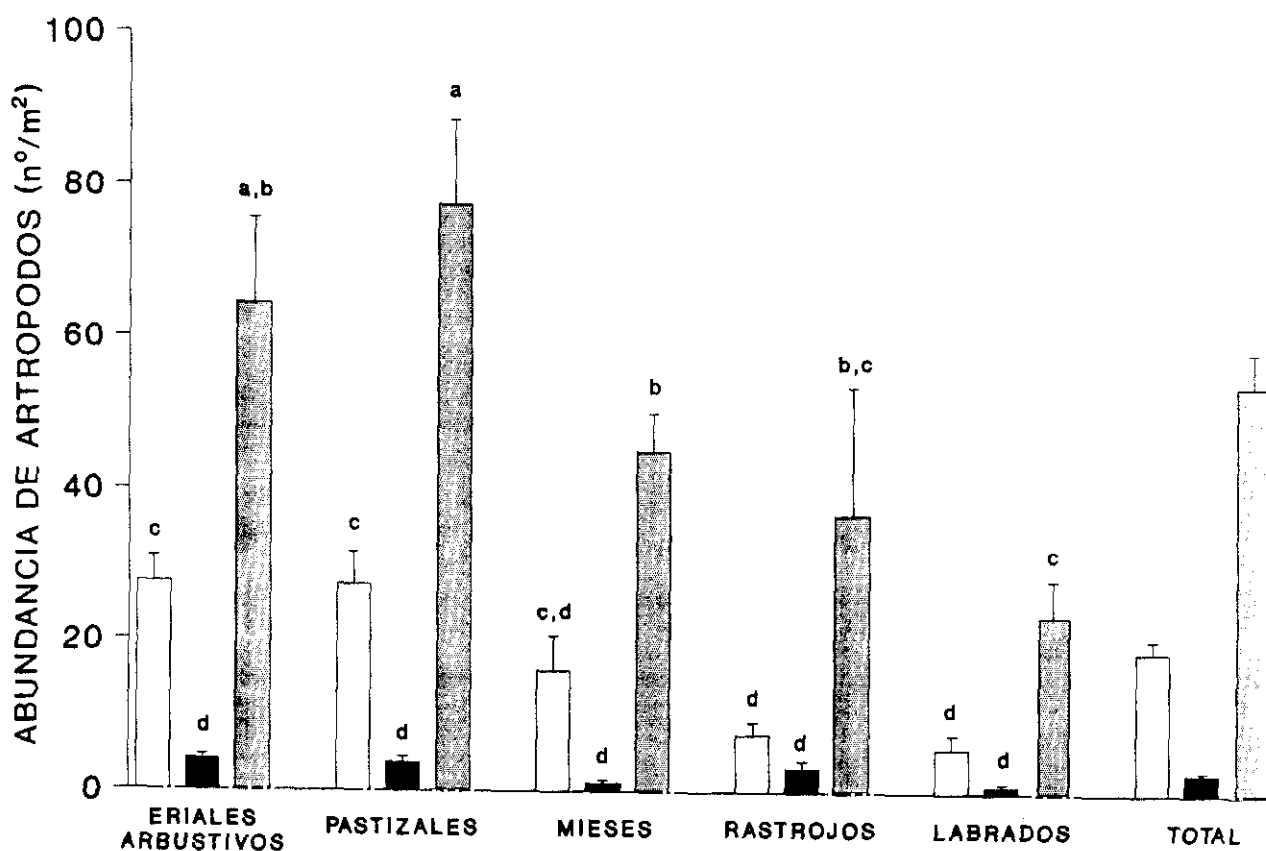
6.2. Artrópodos

6.2.1. Patrones de abundancia

Las temperaturas medias registradas a nivel del suelo durante los censos de artrópodos y sus rangos de variación fueron de 25.8 ± 5.2 (13-39.5), 13.2 ± 4.6 (5.5-27) y 26.5 ± 3.9 (14.5-40)°C en verano, invierno y primavera, respectivamente. Las abundancias medias de artrópodos variaron entre los 77.21 por metro cuadrado medidos en los pastizales en primavera y los 0.9 de los labrados en invierno (Figura 6.4). Un análisis de la varianza de clasificación doble sobre datos transformados logarítmicamente mostró efectos altamente significativos ($p < 0.001$) de ambos factores, así como de su interacción. La abundancia de artrópodos fue mucho menor en invierno que en primavera y verano (en torno a un orden de magnitud inferior), mientras que las diferencias entre estas dos últimas estaciones fueron de un factor de tres en favor de la primavera. Con respecto a las distribuciones según hábitats, los medios no cultivados mostraron en general abundancias mayores que los cultivos, aunque las diferencias no fueron significativas en invierno. Los pastizales y eriales arbustivos no difirieron en sus abundancias de artrópodos en ninguna época, siendo los valores mostrados por las mieses comparables a las mostradas por los eriales. Por último, los labrados fueron los medios más pobres en artrópodos en todas las épocas del año (prueba de Tukey sobre datos transformados logarítmicamente; ver Figura 6.4).

Distribución y abundancia de recursos tróficos

Figura 6.4. Valores medios (\pm error estándar) de las abundancias de artrópodos según época del año (barras vacías: verano; barras llenas: invierno; barras punteadas: primavera) y tipo de hábitat. Las medias que comparten las mismas letras no difirieron significativamente entre ellas (prueba de Tukey sobre datos transformados logarítaicamente).



6.2.2. Composición taxonómica

Los artrópodos detectados se agruparon según siete categorías: Arañas, que incluyó fundamentalmente Araneae, y algunos Opilionidae y Oribatidae; Hormigas obreras (Hymenoptera Formicoidea); Hemípteros, tanto Homópteros como Heterópteros; Coleópteros adultos; Ortópteros, fundamentalmente Acrídidos; Larvas, fundamentalmente de lepidópteros, y alguna ocasional de coleóptero; e Insectos Voladores, que incluyó Neurópteros, Dípteros, Himenópteros no Formícidos, y Lepidópteros adultos. Las abundancias de cada uno de estos grupos según medios y épocas del año se detallan en la Tabla 6.2. Durante el verano y la primavera, las hormigas fueron el grupo numéricamente dominante, con porcentajes que oscilaron entre el 75% en los eriales arbustivos en primavera y el 17% en los rastrojos en verano. Los géneros principales fueron *Messor* y *Crematogaster* en eriales, *Tetramorium* y *Tapinoma* en pastizales, y *Cataglyphys* y *Proformica* en cultivos, coincidiendo con datos previos del área de estudio (Serrano y Zorrilla, datos inéditos). Las arañas fueron el grupo dominante en invierno, constituyendo el 44, 38 y 50% de los artrópodos detectados en eriales, pastizales y labrados, respectivamente. Otros grupos importantes fueron los Hemípteros (fundamentalmente *Philaenus spumarius*) en primavera y verano, las larvas en invierno, y los coleópteros en las mieses invernales.

Distribución y abundancia de recursos tróficos

Tabla 6.2. Números medios de artrópodos por metro cuadrado (\pm error estándar) según época y medio. Se indican también los tamaños muestrales (N). ARÑ: Arañas; LAR: Larvas; HEM: Hemípteros; HOR: Hormigas obreras; VOL: Insectos voladores; COL: Coleópteros; ORT: Ortópteros. Ver 4.2.5.2 para más detalles.

	N		ARÑ	LAR	HEM	HOR	VOL		COL	ORT	TOT
VERANO	100	ERI	2.40 \pm 0.62	0.16 \pm 0.16	2.40 \pm 0.57	16.16 \pm 3.35	0.16	6	0.32 \pm 0.32	6.24 \pm 1.01	27.68 \pm 3.37
	104	PAS	1.85 \pm 0.55	0.15 \pm 0.15	3.54 \pm 0.98	16.46 \pm 4.02	0.77	4	1.69 \pm 0.87	2.92 \pm 0.72	27.38 \pm 4.31
	16	MIE	4.00 \pm 1.79	0.00 \pm 0.00	5.00 \pm 1.91	3.00 \pm 2.18	3.00	8	1.00 \pm 1.00	0.00 \pm 0.00	16.00 \pm 4.62
	111	RAS	0.43 \pm 0.25	0.00 \pm 0.00	3.60 \pm 1.53	1.30 \pm 0.55	0.29	0	1.15 \pm 0.57	0.86 \pm 0.34	7.64 \pm 1.73
	41	LAB	1.56 \pm 0.75	0.39 \pm 0.39	0.78 \pm 0.54	2.73 \pm 1.76	0.00	0	0.00 \pm 0.00	0.39 \pm 0.39	5.85 \pm 1.91
INVIERNO	100	ERI	1.76 \pm 0.50	1.28 \pm 0.49	0.16 \pm 0.16	0.00 \pm 0.00	0.48	7	0.32 \pm 0.23	0.00 \pm 0.00	4.00 \pm 0.80
	90	PAS	1.42 \pm 0.48	1.07 \pm 0.42	0.36 \pm 0.25	0.00 \pm 0.00	0.36	5	0.53 \pm 0.30	0.00 \pm 0.00	3.73 \pm 0.88
	65	MIE	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00	0	0.98 \pm 0.60	0.00 \pm 0.00	0.98 \pm 0.59
	46	RAS	0.35 \pm 0.35	1.39 \pm 0.67	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	1.04	7	0.35 \pm 0.35	0.00 \pm 0.00	3.13 \pm 1.07
	71	LAB	0.45 \pm 0.32	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.23 \pm 0.23	0.00	0	0.23 \pm 0.23	0.00 \pm 0.00	9.01 \pm 0.90
PRIMAVERA	101	ERI	6.50 \pm 0.96	0.32 \pm 0.22	5.70 \pm 0.97	48.16 \pm 11.56	1.58	8	0.16 \pm 0.16	1.74 \pm 0.50	64.16 \pm 11.44
	86	PAS	3.72 \pm 0.78	0.19 \pm 0.19	16.37 \pm 1.87	49.86 \pm 11.76	1.49	3	3.72 \pm 0.94	0.64 \pm 0.53	77.21 \pm 11.37
	110	MIE	2.18 \pm 0.57	9.31 \pm 3.50	5.82 \pm 1.57	13.53 \pm 2.73	6.25	4	7.13 \pm 0.98	0.73 \pm 0.32	44.80 \pm 5.06
	13	RAS	2.46 \pm 1.67	0.00 \pm 0.00	7.38 \pm 2.93	23.38 \pm 13.75	0.00	0	1.23 \pm 1.23	2.46 \pm 1.67	36.92 \pm 16.54
	62	LAB	0.77 \pm 0.44	0.26 \pm 0.26	0.26 \pm 0.26	15.74 \pm 4.65	2.06	8	3.10 \pm 1.03	1.29 \pm 0.76	23.48 \pm 4.83

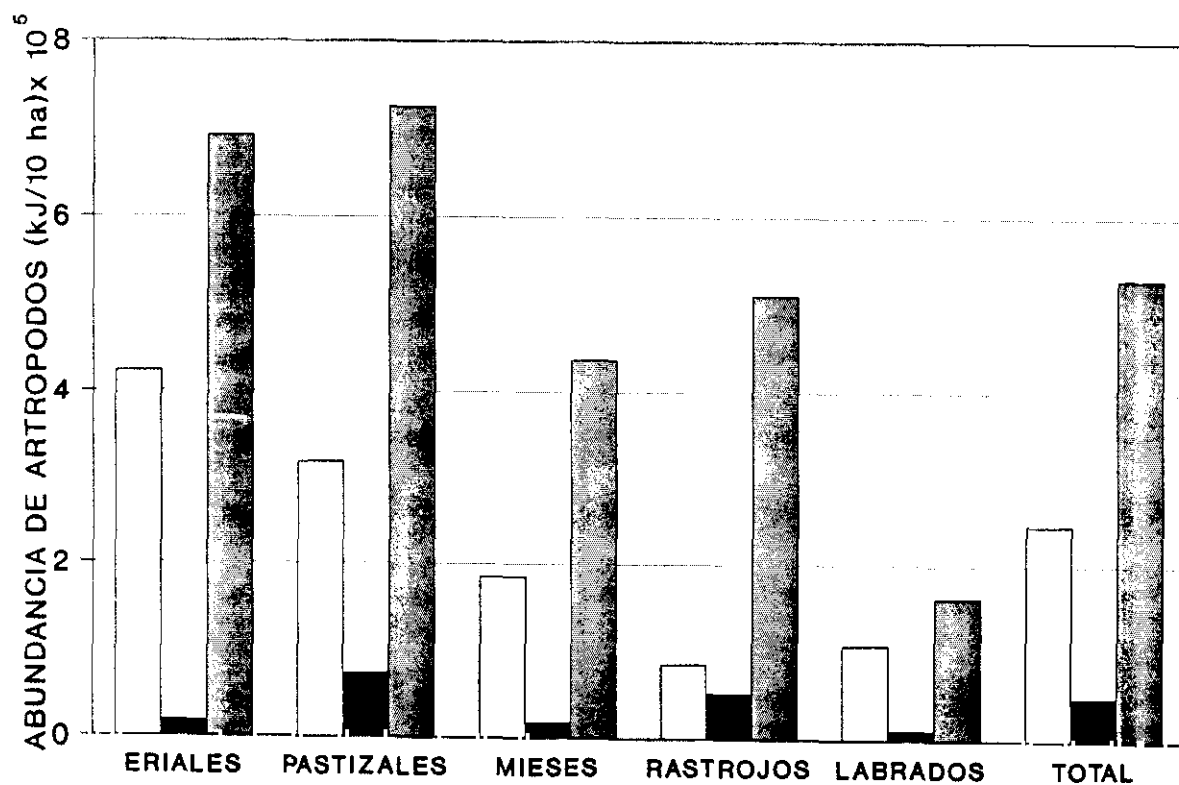
6.2.3. Contenido energético

Los pesos secos de los artrópodos censados se estimaron usando las ecuaciones desarrolladas por Díaz y Díaz (1990) para calcular dichos pesos a partir de la longitud total sin apéndices. De este modo se calculó el peso seco medio según grupos y clases de longitud de 3 mm (usando como valor de longitud total las marcas de clase), multiplicando a continuación el número de artrópodos de cada muestra que pertenecían a estos grupos y clases de longitud por los valores obtenidos. Para los insectos voladores se utilizó la ecuación desarrollada para dípteros, y los pesos de todos los hemípteros se calcularon con la ecuación desarrollada para heterópteros. Este factor, junto con el carácter aproximativo de las ecuaciones y el hecho de que algunos de los ejemplares detectados pertenecieran a clases de longitud superiores a los rangos cubiertos por ellas, hace que los resultados obtenidos deban considerarse como estimas del orden de magnitud de las biomasas de artrópodos y su distribución espacial y temporal, no como cálculos precisos de dichas biomasas.

A partir de los resultados obtenidos se calcularon los pesos medios de artrópodos por unidad de superficie para cada tipo de hábitat en cada época del año. Los valores obtenidos se transformaron a continuación en unidades energéticas usando la equivalencia: 1 g de peso seco=23 kJ (Calver y

Wooller 1982). Los resultados obtenidos se muestran en la Figura 6.5.

Figura 6.5. Cantidades medias estimadas de energía en forma de artrópodos según medios y épocas del año (barras vacías: verano; barras llenas: invierno; barras punteadas: primavera). Se muestran también los valores medios para el conjunto del área de estudio en cada época del año.



Las cantidades estimadas de energía en forma de artrópodos fueron del orden de los 10^4 - 10^5 kJ/10 ha (10^{-1} -1 kJ/m²), es decir, dos órdenes de magnitud inferiores a las encontradas en forma de semillas (Figura 6.3). Estos valores fueron mínimos en invierno, sobre todo en los labrados, mieses y eriales (1.0 , 1.7 y 1.8×10^4 kJ/10 ha, respectivamente), y máximos en los medios no cultivados en primavera (7.3 y 6.9×10^5 kJ/10 ha para pastizales y eriales, respectivamente). Estos patrones espaciales de distribución no se correlacionaron significativamente con los encontrados para el número de artrópodos por unidad de superficie (coeficientes de correlación de orden de Spearman, $r_s=0.9$, 0.7 y 0.8 para verano, invierno y primavera; $0.16 > p > 0.05$; $n=5$ tipos de hábitat), aunque fueron en general similares: elevadas abundancias en los medios no cultivados, seguidos por mieses y rastrojos, y muy bajas abundancias en labrados.

Capítulo 7

ROEDORES GRANIVOROS

**PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA ABUNDANCIA
DE ROEDORES Y DE SUS TASAS DE DEPREDAION DE SEMILLAS.
EFECTOS DE LA ESTRUCTURA DEL HABITAT, LA DISPONIBILIDAD DE
SEMILLAS, Y EL RIESGO DE DEPREDAION**

PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA ABUNDANCIA DE
ROEDORES Y DE SUS TASAS DE DEPREDAION DE SEMILLAS.

EFFECTOS DE LA ESTRUCTURA DEL HABITAT, LA
DISPONIBILIDAD DE SEMILLAS, Y EL RIESGO DE
DEPREDAION

7.1. Introducci3n

Los patrones de depredaci3n de semillas por parte de los roedores han sido intensamente estudiados en los 3ltimos a3os, centr3ndose fundamentalmente en las especies desert3colas de pr3cticamente todo el mundo (Brown et al. 1975, Mares y Rosenzweig 1978, Abramsky 1983, Morton 1985). Los resultados de estos primeros estudios descriptivos sirvieron como est3mulo para la realizaci3n de una serie de experimentos que intentaron analizar los factores causales que daban lugar a los patrones observados (Kotler 1984, Price y Waser 1985, Brown 1988, Travers et al. 1988). La base conceptual para el dise3o de estos experimentos fue la teor3a de optimizaci3n de la b3squeda de alimento (*Optimal Foraging Theory*; Pyke et al. 1977, Krebs 1978), que predice que los organismos m3viles deben explotar preferentemente los microh3bitats en los que puedan obtener la m3xima eficacia en la b3squeda de alimento. Esta eficacia depende de la relaci3n entre la cantidad de energ3a o nutrientes obtenidos y los costos derivados del riesgo de depredaci3n y la p3rdida de oportunidades de realizar otras actividades asociadas a la

búsqueda de alimento (Brown 1988). Los diseños experimentales consistían generalmente en la modificación de una o más características del hábitat relacionadas con las ganancias o los riesgos, comparando a continuación las respuestas de los roedores con las predicciones de la teoría. De esta manera, se ha demostrado que los patrones de búsqueda de alimento por parte de los roedores granívoros se hallan fuertemente influídos por la disponibilidad de semillas (Price y Waser 1985), la cobertura de arbustos (Brown 1988) y la intensidad de iluminación lunar (Kotler 1984, Travers et al. 1988), a través de su efecto sobre las tasas de ingestión de alimento y sobre el riesgo de depredación, respectivamente (ver revisión de Simonetti 1989).

Todos estos estudios han sido realizados en hábitats relativamente estables y poco afectados por el uso humano, tales como desiertos y praderas áridas, con lo que en ninguno de ellos se analizan los efectos potenciales derivados de dicho uso y de la estabilidad del sustrato. El primer aspecto ha sido estudiado recientemente por Simonetti (1989) en formaciones de matorral del centro de Chile, encontrando que las modificaciones del paisaje debidas al uso humano tenían un fuerte efecto en los patrones de uso de los diferentes microhábitats por parte de los roedores. El segundo aspecto, sin embargo, ha recibido mucha menos atención, a pesar de su importancia potencial para animales que, como los roedores, se hallan ligados a refugios subterráneos estables (Brown et

al. 1979, Taylor 1988). Algunos estudios realizados en ecosistemas agrícolas demuestran una fuerte asociación de los roedores granívoros con áreas no cultivadas tales como setos (Yahner 1982, 1983) o habitaciones humanas (Ryszkowski 1982), a lo largo de todo el año o en épocas determinadas. El diseño de estos estudios, sin embargo, no permite el análisis de los factores que causaban estas asociaciones, ya que no se medían simultáneamente otras variables relevantes tales como la disponibilidad de alimento o el riesgo de depredación, y además no se obtenían generalmente medidas adecuadas de la actividad de búsqueda de alimento de los roedores.

En este estudio se tratan de investigar los efectos de la disponibilidad de alimento, la estructura del hábitat y el riesgo de depredación sobre los patrones de depredación de semillas por parte de los roedores. Para ello se midieron las tasas de depredación de semillas y una serie de variables del hábitat en una zona de cultivos del centro de España, siguiendo un diseño de muestreo que consideraba la variabilidad espacial y temporal de las actividades humanas (labrado, cosecha y pastoreo) y de los factores ambientales (intensidad de iluminación lunar y estacionalidad). La información recogida se analizó mediante regresiones múltiples por pasos, un método que permite estimar el efecto relativo de cada factor sobre los patrones de uso del hábitat por parte de los roedores.

7.2. Análisis de los datos

Las tasas de depredación de semillas se estandarizaron a g/bandeja/12 h (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985), y a continuación se transformaron logarítmicamente. Las relaciones entre tasas de depredación y características del hábitat se exploraron mediante correlaciones de orden de Spearman. Este método, no obstante, no muestra las importancias relativas de cada variable sobre los patrones de búsqueda de alimento observados. Por ello, se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos utilizando como base de datos los valores medios de las tasas de depredación (variable dependiente) y de las variables fisionómicas y de disponibilidad de semillas calculados para el conjunto de puntos de muestreo correspondientes a cada tipo de hábitat en cada parcela. Estos análisis se realizaron sobre la información recogida en verano de 1988 e invierno de 1989 (ver Capítulo 4). Los datos primaverales (Junio de 1989) fueron demasiado escasos para permitir un estudio detallado.

7.3. Resultados

7.3.1. Abundancia de roedores y especies presentes

Se capturaron 25 roedores en verano (2 *Mus spretus* Lataste, 14 *Apodemus sylvaticus* L. y 9 *Microtus arvalis* Pallas) y 33 en invierno (2 *M. spretus* y 31 *A. sylvaticus*). Ninguno de los *Microtus* capturado estaba asociado con

bandejas depredadas, como era de esperar debido a su dieta fundamentalmente herbívora (Corbet y Southern 1977, Díaz datos inéditos), con lo que los índices de abundancia de roedores granívoros se calcularon usando sólo las capturas de *Apodemus* y *Mus*. El éxito global de captura fue de 2.32 roedores/100 trampas-noche, aunque se encontraron diferencias significativas entre épocas del año y hábitats, así como una interacción marginalmente significativa entre ambos factores (Tabla 7.1). Las abundancias de roedores en los diferentes hábitats fueron estadísticamente indistinguibles en verano ($G_4=4.36$, $P>0.05$), mientras que la mayor parte de las capturas invernales correspondieron a eriales arbustivos y pastizales.

7.3.2. Tasas de depredación de semillas

Las tasas de depredación de semillas fueron mayores y más desigualmente distribuidas entre hábitats en invierno que en verano. Los eriales arbustivos y los pastizales fueron los hábitats más utilizados en invierno, mientras que los labrados fueron los menos empleados. En verano no se encontraron diferencias significativas entre hábitats (análisis de la varianza de clasificación simple; $F_{4,259}=1.49$; $P>0.05$). El incremento invernal de las tasas de depredación se debió al uso más intenso de los hábitats no cultivados, no difiriendo dichas tasas en las cultivos entre estaciones (Tabla 7.1).

Roedores granívoros

Tabla 7.1. Tasas medias de depredación de semillas e índices de abundancia de roedores para cada tipo de hábitat y época del año. Las tasas de depredación se analizaron mediante un análisis de la varianza de clasificación doble sobre datos transformados logarítmicamente, y seguido por una prueba de Tukey. Los patrones de abundancia de roedores se analizaron mediante el ajuste de modelos log-lineales a la tabla de contingencia de tres entradas generada por los factores época del año*hábitat*presencia/ausencia de capturas (Heisey 1985). Los resultados de estos análisis se muestran en la parte inferior de la Tabla.

HABITAT	TASAS DE DEPEDACION (g/bandeja/12h±SE)				ROEDORES/ 100 TR.-NOCHE	
	VERANO	N	INVIERNO	N	VER.	INV.
ERIAL	0.051±0.038 ^f	70	1.162±0.280 ^a	71	2.85	7.39
PASTIZAL	0.017±0.017 ^f	68	0.862±0.227 ^b	65	0.37	2.31
MIES	0.327±0.327 ^c	11	0.436±0.223 ^c	45	4.55	2.22
RASTROJO	0.292±0.158 ^e	82	0.163±0.118 ^d	33	0.91	1.52
LABRADO	0.000±0.000 ^f	33	0.111±0.076 ^f	50	1.52	0.00
TOTAL	0.122±0.052	264	0.652±0.106	264	1.51	3.12
=====						
EFEECTO	F	gl	P		G ²	gl P
EPOCA	27.94	1	<.001		4.54	1 .033
HABITAT	3.10	4	.015		23.61	4 <.001
INTERACCION	4.33	4	.002		8.92	4 .063
RESIDUO		518				

a, b, c, d, e, f: grupos homogéneos según el test de Tukey.

Roedores granívoros

7.3.3. Relaciones entre tasas de depredación y características del hábitat

Las tasas estivales de depredación no se correlacionaron con ninguna de las variables ambientales consideradas. En invierno, no obstante, las tasa de depredación muestran un patrón espacial altamente predecible, estando fuertemente correlacionadas con la abundancia de roedores y, en menor medida, con las variable fisionómicas (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Coeficientes de correlación de orden de Spearman para las relaciones entre las tasas de depredación de semillas y la abundancia de roedores, la disponibilidad trófica y la estructura del hábitat. La base de datos consistió en los valores medios de cada variable para cada uno de los cinco tipos de hábitat considerados.

VARIABLE	TASAS DE DEPEDACION DE SEMILLAS (g/bandeja/12h)	
	VERANO	INVIERNO
ROEDORES	0.50 ^{ns}	1.00 ^{***}
SEMILLAS	-0.40 ^{ns}	0.30 ^{ns}
ARBUSTOS	-0.22 ^{ns}	0.89 ^o
PC I	0.10 ^{ns}	0.90 ^o
PC II	-0.10 ^{ns}	0.90 ^o

*** P<0.001; °: P<0.1; n.s.: P>0.1. gl=3.

Roedores granívoros

Tabla 7.3. Resultados del análisis de regresión múltiple por pasos entre las tasas de depredación de semillas (transformadas logarítmicamente) y la abundancia de roedores, la disponibilidad de semillas (transformada logarítmicamente) y las variables fisionómicas (la cobertura de arbustos transformada angularmente). Se usaron como valores independientes las medias de cada variable para cada tipo de hábitat en cada parcela de muestreo (Apéndice A). Se exponen separadamente los resultados para el conjunto de cada periodo de estudio (T), y aquéllos correspondientes a noches con luna (L) y sin luna (O).

VERANO				INVIERNO		
	MODELO	R ² (%)	N	MODELO	R ² (%)	N
T	-----	--	35	0.34+0.16PCII	12.74	38
L	0.01+0.01ROE	19.61	23	0.04+0.99ARB	48.58	28
O	-----	--	12	-----	--	10

La única variable seleccionada en el análisis de regresión múltiple por pasos cuando se consideraron conjuntamente todas las noches de muestreo fue el índice de intensidad de uso humano, de forma que los roedores tendían a buscar su alimento en las áreas menos usadas (Tabla 7.3). No obstante, estos resultados cambiaron cuando el análisis se realizó separadamente para las noches con luna y sin luna. En verano, las tasas de depredación se correlacionaron con la abundancia de roedores en las noches con luna, y en invierno apareció una fuerte asociación entre dichas tasas y la cobertura de arbustos en estas noches iluminadas. En las noches sin luna de ambas épocas del año, sin embargo, las

tasas de depredación no se asociaron con ninguna característica del hábitat.

7.4. Discusión

Los resultados de este estudio muestran fuertes diferencias entre los hábitats que componen el paisaje agrícola estudiado. La disponibilidad trófica, la cobertura de arbustos, la biomasa vegetal y la intensidad de uso por parte del hombre varían entre hábitats dentro de cada época del año, existiendo además cambios estacionales en la mayor parte de estas variables (ver Capítulos 5 y 6). Gran parte de estas diferencias son atribuibles a las actividades humanas, que producen por tanto un mosaico de tipos de hábitats que difieren espacial y temporalmente en su atractivo para los roedores. Por otro lado, existen una serie de factores ambientales, tales como la época del año o la intensidad de iluminación lunar, que pueden afectar el comportamiento de búsqueda de alimento de los roedores al modificar tensiones ambientales tales como el riesgo de depredación (Kotler 1984, Simonetti 1989) o la necesidad de refugios de alta calidad (Doncaster y Micol 1990). En este contexto, tanto la distribución espacial de la actividad de búsqueda de alimento por parte de los roedores como su variación estacional pueden discutirse en términos del valor de supervivencia esperado de

cada tipo de hábitat en cada época del año para estos animales.

Durante el verano, ni la abundancia de roedores ni sus tasas de depredación de semillas se asociaron con ninguna característica del hábitat, sugiriendo que estos animales no se hallaban limitados por factores tróficos ni estructurales durante esta época. Por el contrario, parecían distribuirse uniformemente a través de todo el paisaje. Esta conclusión, aunque debilitada por el escaso número de capturas estivales y las bajas tasas de depredación detectadas, coincide plenamente con los resultados obtenidos por Alcántara (1986) en su estudio de los patrones de selección de hábitat de *Apodemus sylvaticus*, la especie principal de roedor granívoro de la zona. Este autor encontró también una falta de asociación entre abundancia de animales y tipo de hábitat durante el verano, basándose en un número de capturas mucho mayor. El aumento de la iluminación nocturna no cambió este patrón de distribución, ya que la única variable relacionada con las tasas de depredación durante las noches con luna fue la abundancia de roedores, que a su vez no se relacionaba con ninguna característica del hábitat.

En invierno, no obstante, tanto la abundancia de roedores como sus tasas de depredación de semillas mostraron un patrón espacial altamente predecible, concentrándose en los hábitats no cultivados (eriales arbustivos y, en menor

medida, pastizales). El principal factor relacionado con este patrón fue la intensidad de uso humano del terreno, estando concentrada la actividad de los roedores en las áreas de uso menos intenso. Este resultado sugiere que el principal factor limitante de la distribución invernal de los roedores granívoros pudo ser la disponibilidad de refugios, ya que la necesidad de este recurso aumenta cuando la meteorología se hace más adversa (Montgomery y Gurnell 1985), y los hábitats cultivados no pueden proveer refugios estables debido al laboreo periódico a que están sometidos. No obstante, los niveles de iluminación nocturna cambiaron dramáticamente este patrón: las tasas de depredación se asociaron fuertemente a la cobertura de arbustos durante las noches con luna, mientras que en las noches sin luna se distribuyeron uniformemente con respecto a las variables consideradas. De este modo, el riesgo de depredación parece tener un importante efecto sobre los patrones de búsqueda de alimento invernales, ya que probablemente obligó a los roedores a alimentarse bajo las copas de los arbustos en noches iluminadas. En noches oscuras, por otro lado, este riesgo se hace menor, permitiendo a los roedores buscar su alimento lejos de estructuras protectoras y refugios diurnos. Estos resultados son además consistentes con la predicha relación inversa entre riesgo de depredación y tamaño del área de campeo para animales ligados a refugios estables (Taylor 1988).

Resumiendo, los resultados obtenidos sugieren que los patrones invernales de búsqueda de alimento por parte de los roedores granívoros están limitados principalmente por la disponibilidad de elementos estructurales proveedores de lugares de alimentación nocturnos y refugios diurnos seguros. La escasez de estos recursos (los hábitats no cultivados ocupan sólo un 23% del área de estudio, y su cobertura media invernal de arbustos no supera el 5%) sería la causa de que las poblaciones de roedores no alcanzasen densidades suficientemente altas como para agotar significativamente sus recursos tróficos. Por otro lado, los bajos niveles poblacionales mantenidos por este "cuello de botella" invernal pueden explicar la falta de asociación entre la abundancia de roedores granívoros y sus tasas de depredación con la disponibilidad de semillas, un factor a priori muy importante para estos animales tanto en hábitats naturales como modificados por el hombre (Price y Waser 1985, Angelstam et al. 1987).

Capítulo 8

HORMIGAS GRANIVORAS

PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE ABUNDANCIA DE HORMIGUEROS Y DE DEPREDAACION DE SEMILLAS POR PARTE DE LAS HORMIGAS GRANIVORAS

HORMIGAS GRANIVORAS

8.1. PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA DE HORMIGUEROS DE HORMIGAS GRANIVORAS Y SELECCION DEL LUGAR DE UBICACION DEL HORMIGUERO

8.1.1. Introducción

La dinámica poblacional de las hormigas puede ser descrita con la ayuda de un modelo que incorpora cuatro etapas, en las que diferentes tipos de factores actúan en la regulación del número de hormigas (Briese 1982): 1) liberación de los individuos sexuales y dispersión de las reinas recién fecundadas; 2) supervivencia de las reinas fundadoras y las colonias jóvenes; 3) cambios en el número y tamaño de las colonias; 4) producción de nuevos individuos sexuales. La distribución espacial de los hormigueros a una escala regional es debida en última instancia a su supervivencia diferencial en función del lugar que ocupan, con lo cual los factores ambientales que determinan dicha distribución actúan en la segunda y tercera etapas. Esto es debido, por un lado, a que la distribución espacial de las reinas recién fecundadas es un proceso esencialmente aleatorio a escala regional (dispersión por el viento de los individuos alados, y movilidad restringida una vez que han perdido sus alas), y, por otro, a que la producción de nuevos

individuos sexuadaos no es imprescindible para la supervivencia de la colonia (iteroparidad y larga vida una vez que la colonia está establecida).

Los principales factores que afectan a la supervivencia de los hormigueros (Briese 1982, Buckley 1982) son las características del suelo (se necesita un cierto grado de estabilidad y desarrollo del suelo para su construcción y mantenimiento; Carroll y Risch 1984, Sudd y Franks 1987), la estructura de la vegetación (las coberturas de arbustos, rocas y plantas herbáceas afectan a la supervivencia de los hormigueros a través de su efecto sobre la capacidad de las hormigas para regular la temperatura y humedad en su interior; Briese 1982, Elmes y Wardlaw 1982, Rissing 1988), la disponibilidad trófica (las hormigas buscan su alimento desde un lugar central, y su movilidad es restringida; Sudd y Franks 1987, Reyes-López 1989), y la competencia intraespecífica (las colonias ya establecidas pueden afectar a la supervivencia de las colonias vecinas por agresión directa o por competencia por explotación de recursos limitados, o bien pueden depredar sobre reinas fundadoras o colonias jóvenes; Rytí y Case 1988). El riesgo de depredación es generalmente poco importante para la supervivencia de los hormigueros (Buckley 1982), al menos en Europa, donde no abundan animales especializados en el consumo de hormigas.

Los cultivos cerealistas del centro de España están compuestos por una serie de tipos de hábitats que difieren fuertemente en cuanto a su disponibilidad de semillas y a las características del suelo y la vegetación, reuniendo por tanto las condiciones de un "experimento natural" que puede revelar el efecto de estos factores ambientales sobre los patrones de distribución de los hormigueros de las hormigas granívoras. Se midieron las abundancias y distribuciones espaciales de los hormigueros, a la vez que una serie de variables estructurales y tróficas, en estos tipos de hábitat. También se estudiaron los patrones de selección del lugar de emplazamiento del hormiguero por medio de la comparación entre las características fisionómicas de los lugares ocupados por hormigueros y las de una muestra aleatoria de puntos tomada a lo largo del área de estudio. Sobre la base de los argumentos expuestos más arriba, las hipótesis de partida son: 1) se esperan mayores abundancias de hormigueros en los hábitats con mayor disponibilidad de semillas, desarrollo del suelo, y/o estabilidad de éste, como consecuencia de la mayor supervivencia esperada de los hormigueros en estos hábitats; 2) asociación de los hormigueros con las características fisionómicas relacionadas con estos factores; y 3) distribución regular de los hormigueros, al menos en los hábitats estables, como consecuencia de la competencia intraespecífica (Levings y Traniello, 1981).

8.1.2. Especies de hormigas granívoras

En el área de estudio habitan cuatro especies principales de hormigas granívoras, según los datos recogidos mediante muestreos mensuales con trampas tipo pitfall realizados entre Abril de 1984 y Marzo de 1985 (Serrano y Zorrilla datos inéditos). Estas especies son *Messor capitatus* Latr., *M. barbarus* L., *M. bouvieri* Bond. y *M. structor* Latr.; todas ellas están especializadas en una alimentación a base de semillas (Delage 1962), que constituyen más del 90% de sus dietas (Bernard 1968, 1983, Díaz datos inéditos), y muestran una estrategia típica de pecoreo en grupo para la búsqueda de su alimento. Sólo la primera especie apareció en cantidades significativamente grandes entre Junio y Septiembre, como era de esperar por el clima y altitud del área de estudio (Bernard 1968). Los hormigueros de estas especies granívoras son fáciles de encontrar y distinguir de los de otras hormigas debido a los grandes cúmulos de restos de semillas que aparecen en torno a las entradas de los nidos.

8.1.3. Análisis de los datos

Las relaciones entre abundancia de hormigueros y composición paisajística se investigaron mediante análisis de regresión múltiple por pasos con F de entrada/eliminación=4 (Neter et al. 1985). La variable dependiente fue la densidad

media de hormigueros en cada parcela (transformada logarítmicamente) y las variables independientes las coberturas (transformadas angularmente) de los tres tipos principales de hábitat (los tres tipos de hábitats cultivados -mieses, rastrojos y labrados- se agruparon debido al escaso número de hormigueros encontrados en ellos). El análisis se llevó a cabo separadamente para cada año de estudio a fin de determinar la constancia interanual de los patrones observados, comparándose además las predicciones de la ecuación de regresión obtenida a partir de los datos de 1988 con las abundancias observadas en 1989.

Los tipos de distribución espacial de los hormigueros en cada tipo de hábitat y año de estudio se analizaron mediante la comparación de las distribuciones observadas del número de hormigueros por transecto con las predicciones de una distribución aleatoria (Poisson). Se empleó el test de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov para datos discretos (Zar 1984), seguido por el análisis de la razón varianza-media (el índice de dispersión; ver Elliott 1971, Diggle 1983), para determinar la significación estadística y la dirección de las desviaciones con respecto a dicha distribución aleatoria, respectivamente (Hurlbert 1990).

Los patrones de selección del lugar de ubicación de los hormigueros se estudiaron a las dos escalas espaciales consideradas (paisaje y microhábitat) mediante análisis

estadísticos univariantes (pruebas de la t) y multivariantes (análisis discriminantes por pasos con F de entrada/eliminación=4; Dixon 1985) entre las ubicaciones de los nidos en 1988 y los puntos de control. Estos métodos permiten determinar las características fisionómicas de los lugares ocupados por los hormigueros en relación con el promedio ofrecido por el área de estudio, así como identificar los principales rasgos del hábitat seleccionados por la hormigas para ubicar sus nidos. Las variables de cobertura se transformaron angularmente, y las alturas de la vegetación logarítmicamente previamente a su análisis (Zar 1984). La constancia interanual de los patrones observados se analizó mediante pruebas de la t entre los valores medios de las variables para las ubicaciones de los hormigueros en 1988 y 1989, y mediante el análisis del porcentaje de clasificaciones correctas de estas ubicaciones realizadas mediante la ecuación discriminante obtenida a partir de los datos de 1988. Los tamaños muestrales de las tres categorías consideradas (hormigueros en 1988, hormigueros en 1989, y puntos de control en 1988) se homogeneizaron previamente al análisis mediante la eliminación al azar del exceso de hormigueros (escala paisajística) o de hormigueros y puntos de control (escala de microhábitat).

Hormigas granívoras

Tabla 8.1. Número de transectos (TR) y de hormigueros censados (HOR) según todas las posible combinaciones de tipo de hábitat, parcela (PC) y año de estudio. Se dan también las medias y desviaciones típicas del número de hormigueros por transecto de 50 m².

PC	año	ERIALES				PASTIZALES				CULTIVOS			
		TR	HOR	\bar{X}	S^2	TR	HOR	\bar{X}	S^2	TR	HOR	\bar{X}	S^2
01	88	--	---	--	--	18	0	0.00	0.00	12	0	0.00	0.00
	89	--	---	--	--	15	0	0.00	0.00	15	0	0.00	0.00
02	88	--	---	--	--	6	3	0.50	0.84	24	1	0.04	0.20
	89	--	---	--	--	6	3	0.50	0.76	24	0	0.00	0.00
03	88	--	---	--	--	3	0	0.00	0.00	27	5	0.19	0.96
	89	--	---	--	--	3	0	0.00	0.00	27	1	0.04	0.19
04	88	12	13	1.08	1.16	--	---	--	--	18	2	0.11	0.32
	89	12	27	2.25	2.60	--	---	--	--	18	0	0.00	0.00
05	88	30	96	3.20	1.85	--	---	--	--	--	---	--	--
	89	30	114	3.80	2.47	--	---	--	--	--	---	--	--
06	88	12	24	2.00	1.60	--	---	--	--	18	1	0.06	0.24
	89	15	62	4.13	2.07	--	---	--	--	15	5	0.33	0.72
07	88	30	94	3.13	1.80	--	---	--	--	--	---	--	--
	89	20	112	5.60	2.21	--	---	--	--	--	---	--	--
08	88	3	0	0.00	0.00	3	5	1.67	1.53	24	0	0.00	0.00
	89	3	2	0.67	0.58	3	2	0.67	1.15	24	3	0.13	0.61
09	88	--	---	--	--	18	0	0.00	0.00	12	0	0.00	0.00
	89	--	---	--	--	18	0	0.00	0.00	12	0	0.00	0.00
10	88	3	10	3.33	1.15	15	14	0.93	1.28	12	4	0.33	0.49
	89	3	10	3.33	0.58	12	20	1.67	1.56	15	0	0.00	0.00
11	88	--	---	--	--	27	18	0.67	1.18	3	0	0.00	0.00
	89	--	---	--	--	27	19	0.70	1.14	3	0	0.00	0.00
12	88	6	13	2.17	1.33	6	0	0.00	0.00	18	3	0.17	0.51
	89	6	12	2.00	0.89	6	4	0.67	1.03	18	3	0.17	0.51

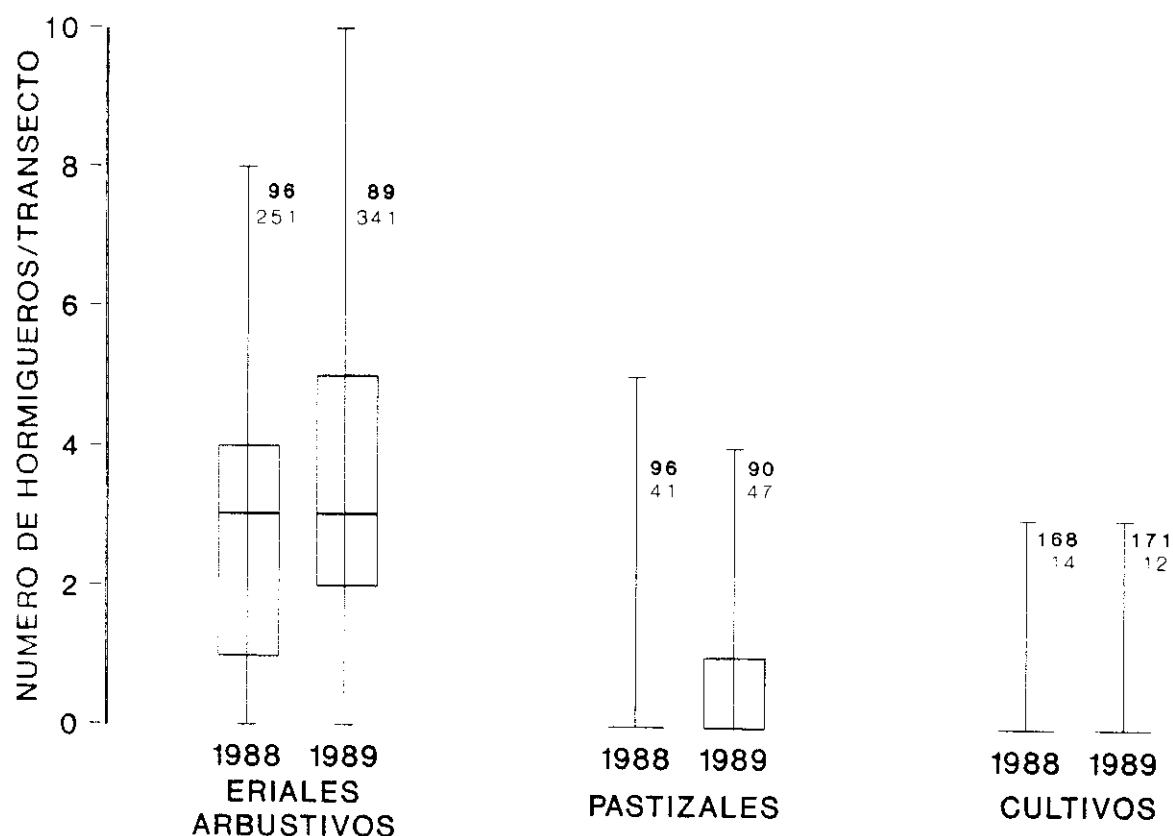
8.1.4. Resultados

8.1.4.1. Patrones de abundancia

De los 706 hormigueros localizados en los dos años de estudio, se identificaron a nivel de especie unos 400. Todos ellos resultaron ser hormigueros de *Messor capitatus*, excepto uno de *Messor barbarus* encontrado en los eriales arbustivos de la parcela 12. No se encontraron hormigueros de ninguna de las otras dos especies del género *Messor* presentes en el área de estudio. La Tabla 8.1 y la Figura 8.1 resumen las abundancias medidas en ambos años de estudio según parcelas y tipos de hábitat, respectivamente. Los análisis de la varianza de clasificación doble realizados sobre estos datos (transformados logarítmicamente -Zar 1984-; ver Tabla 8.2) muestran diferencias significativas tanto entre parcelas como entre tipos de hábitat, así como un incremento de la abundancia de hormigueros de 1988 a 1989. Este incremento fue dependiente de la parcela y el tipo de hábitat, como muestran los términos de interacción, que fueron significativos en ambos análisis. Los resultados de las pruebas de Tukey (Tabla 8.2) muestran que las abundancias de hormigueros disminuyen entre parcelas paralelamente a la cobertura de eriales arbustivos en ambos años. Este tipo de hábitat presentó las mayores densidades de hormigueros, seguido por pastizales y cultivos, también en ambos años. Las pruebas de la *t* entre las abundancias medias de los dos años de estudio muestran

que dichas abundancias aumentaron entre 1988 y 1989 sólo en los eriales y en las parcelas 6 y 7, siendo el resto de los cambios estadísticamente no significativos.

Figura 8.1. Gráfico múltiple de cajas y y barras que resume los patrones de abundancia de hormigueros en cada uno de los tres tipos de hábitat y para los dos años de estudio (línea horizontal: mediana; rectángulo: rango entre cuartiles; barra vertical: rango). Se indica también el número total de transectos realizados (número superior, en negrita) y de hormigueros encontrados (número inferior, en trazo normal).



Hormigas granívoras

Tabla 8.2. Análisis de la varianza de clasificación doble de la abundancia de hormigueros (números por transecto de 50 m², transformados logarítmicamente) según parcelas/años y tipos de hábitat/años. Se muestran también los resultados de las pruebas de Tukey para cada año/parcela y año/tipo de hábitat, así como las comparaciones entre años (prueba de la t) para cada parcela y tipo de hábitat.

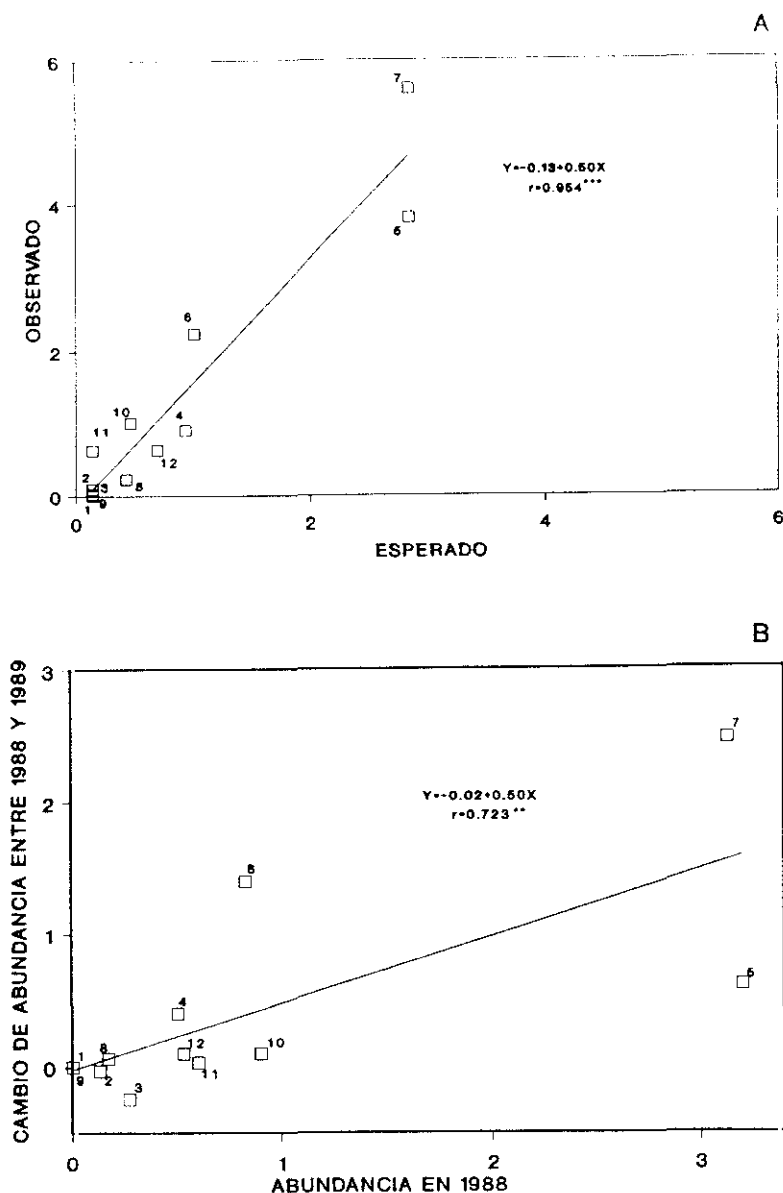
fuerce	gl	F	P	fuerce	gl	F	P
año	1	8.667	.0033	año	1	7.551	.0062
parcela	11	74.116	.0000	hábitat	2	548.645	.0000
interacción	11	2.292	.0094	interacción	2	7.697	.0005
error	686			error	704		
1988	1989	t		1988	1989	t	
05	07	4.28***		ERI	ERI	3.21**	
07	05	0.75					
10	06	2.44*		PAS	PAS	0.83	
06	10	0.11					
11	04	0.51		CUL	CUL	0.38	
04	11	0.21					
12	12	0.55					
08	08	0.53					
02	02	0.36					
03	03	0.45					
09	09	1.00					
01	01	1.00					

Las barras verticales unen valores medios (ordenados de mayor a menor para cada año de estudio) no significativamente diferentes según la prueba de Tukey. Los valores de la prueba de la t se refieren a la columna más próxima (1989). Ver Tabla 8.1 y Figura 8.1 para los valores medios y tamaños de muestra. ERI: eriales arbustivos; PAS: pastizales; CUL: cultivos.

Los análisis de regresión múltiple por pasos muestran que la cobertura de eriales arbustivos explicó el 84 y el 88% de la varianza de la abundancia de hormigueros entre parcelas para 1988 y 1989, respectivamente. Ninguna otra variable fue seleccionada, y los valores de las ecuaciones obtenidas para una cobertura nula de eriales no difirieron significativamente de cero ($p=0.113$ y $p=0.148$ para 1988 y 1989, respectivamente; prueba de la t ; $gl=11$). Los valores predichos para 1989 por la ecuación obtenida con los datos de 1988 se correlacionaron fuertemente con las abundancias observadas (Figura 7.2A). La ecuación de regresión que describe esta relación presentó un valor de la coordenada en el origen que no difiere significativamente de cero ($p=0.563$; prueba de la t ; $gl=11$); la pendiente, sin embargo, difirió de forma altamente significativa de uno ($p<<<0.001$; prueba de la t ; $gl=11$). Esto es, se produjo un incremento en las densidades de hormigueros de 1988 a 1989, como mostraban los análisis de la varianza, que fue además proporcional a las abundancias de hormigueros registradas en 1988 (Figura 7.2B).

Hormigas granívoras

Figura 8.2. Comparación de los patrones espaciales de abundancia de hormigueros entre los dos años de estudio. A: valores esperados (según la ecuación obtenida a partir de los datos de 1988, $\log(\text{HORMIGUEROS}+1)=0.055+0.337(\text{asin}(\sqrt{\text{ERI}/100}))$) frente a los valores medios observados para cada parcela en 1989. B: abundancias medias de hormigueros en 1988 frente al cambio medio de abundancias entre 1988 y 1989 para cada parcela de estudio. Las unidades de todos los ejes son números de hormigueros por transecto de 50 m^2 .



8.1.4.2. Tipos de distribución de los hormigueros

El análisis de la distribución espacial de los hormigueros (Tabla 8.3) mostró que dichos hormigueros presentaban una dispersión superior a la esperada al azar (esto es, se distribuían de una forma aproximadamente regular) en eriales arbustivos y pastizales, mientras que la dispersión era inferior (agregada) en cultivos. El índice de dispersión no varió entre años en pastizales, y sólo ligeramente en eriales y cultivos, indicando por tanto que el tipo de distribución espacial de los hormigueros permaneció constante entre años en los tipos de hábitat considerados.

8.1.4.3. Patrones de selección del lugar de ubicación del hormiguero

La Tabla 8.4 resume las comparaciones univariantes entre las características de los lugares de ubicación de los hormigueros y la media del área de estudio. Los resultados indican que las hormigas granívoras fueron altamente selectivas en el momento de ubicar sus nidos. A una escala paisajística, los hormigueros se localizan fundamentalmente en zonas con mayores coberturas de eriales arbustivos, caminos, rocas y arbustos, y menores coberturas de cultivos y pastizales, que el promedio del área de estudio. A nivel de

Hormigas granívoras

microhábitat, las hormigas ubicaron sus nidos en lugares caracterizados por suelos pedregosos, vegetación más desarrollada que el promedio, y coberturas menores de suelo desnudo y hojarasca. La características del lugar de ubicación de los nidos encontrados en 1989 no difirió en general de la de los de 1988, aunque en 1989 los hormigueros tendieron a localizarse en zonas con mayores coberturas de arbustos y menores de caminos y cultivos que en 1988, así como en lugares con vegetación más baja y menor cobertura de hojarasca.

Tabla 8.3. Análisis de los tipos de distribución de los hormigueros en los tres tipos de hábitat y dos años de estudio considerados. DN: estadístico de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov; I: índice de dispersión. ERI: eriales arbustivos; PAS: pastizales; CUL: cultivos. Ver 8.1.3 para más detalles.

año/hábitat	\bar{X}	S^2	DN	P	I	tipo de distribución
1988 ERI	2.60	0.19	0.2455	**	0.01	UNIFORME
1988 PAS	0.42	0.10	0.6592	***	0.02	UNIFORME
1988 CUL	0.08	0.35	0.9255	***	1.53	AGREGADA
1989 ERI	3.83	0.27	0.1817	**	0.02	UNIFORME
1989 PAS	0.52	0.11	0.5932	***	0.02	UNIFORME
1989 CUL	0.07	0.37	0.9322	***	1.96	AGREGADA

: $p < 0.01$; *: $p < 0.001$. Ver Figura 8.1 para los tamaños de muestra.

Hormigas granívoras

Tabla 8.4. Valores medios (\pm desviación estándar; retransformados) de las variables paisajísticas y de microhábitat medidas en torno a los hormigueros encontrados en los dos años de estudio, y en torno a puntos de control en 1988. Se muestran también los resultados de las pruebas de la t entre las localizaciones de los hormigueros en 1988 y los puntos de control ($t_{H88,C88}$) o las localizaciones de los hormigueros de 1989 ($t_{H88,H89}$). Los índices de las abreviaturas de las variables indican el orden en que fueron seleccionadas en los análisis discriminantes por pasos realizados entre las localizaciones de hormigueros de 1988 y los puntos de control. $gl=526$ y 188 para las escalas paisajística y de microhábitat, respectivamente.

VARIABLE	HORM. 1988	HORM. 1989	CONTROL 1988	$t_{H88,C88}$	P	$t_{H88,H89}$	P
paisaje (n=264)							
ERI ¹	70.14 \pm 20.64	73.81 \pm 19.56	12.18 \pm 25.94	14.50	<<0.001	1.01	0.313
PAS	2.97 \pm 16.49	2.52 \pm 16.34	11.61 \pm 25.60	-4.20	<<0.001	-0.37	0.707
CUL ⁴	1.32 \pm 6.97	0.44 \pm 5.23	31.83 \pm 30.71	-12.19	<<0.001	-2.26	0.024
CM ³	0.62 \pm 1.23	0.31 \pm 1.10	0.18 \pm 0.70	4.27	<<0.001	-2.45	0.015
RC	2.42 \pm 1.57	2.29 \pm 0.93	0.66 \pm 0.95	7.60	<<0.001	-0.46	0.646
AR ²	19.30 \pm 5.62	34.89 \pm 7.88	3.10 \pm 4.22	14.28	<<0.001	7.38	<<0.001
microhábitat (n=95)							
PIE	12.82 \pm 3.45	20.47 \pm 9.79	4.98 \pm 4.41	4.87	<<0.001	2.73	0.007
SUE ²	2.14 \pm 2.50	2.62 \pm 4.02	9.34 \pm 12.10	-4.10	<<0.001	0.59	0.557
HER	53.59 \pm 9.62	59.44 \pm 9.31	28.57 \pm 15.43	4.90	<<0.001	1.30	0.195
CAM	4.08 \pm 4.70	9.94 \pm 8.14	0.92 \pm 3.65	3.59	<<0.001	3.15	0.002
ARB ³	1.53 \pm 5.95	1.35 \pm 4.39	0.03 \pm 1.03	3.87	<<0.001	-0.22	0.822
HOJ ¹	0.17 \pm 0.73	0.00 \pm 0.12	13.32 \pm 17.53	-7.36	<<0.001	-3.82	<<0.001
MLQ	7.06 \pm 2.76	8.71 \pm 3.52	1.68 \pm 2.58	5.84	<<0.001	1.18	0.238
AMX	48.76 \pm 0.41	34.09 \pm 0.74	33.09 \pm 1.85	3.35	<<0.001	-5.24	<<0.001
AMD	20.70 \pm 0.86	12.58 \pm 0.79	12.48 \pm 1.73	3.93	<<0.001	-5.35	<<0.001

Para las abreviaturas, ver Apéndice B.

El análisis discriminante por pasos seleccionó cuatro de las seis variables paisajísticas y tres de las nueve variables de microhábitat (Tabla 8.4). Las ecuaciones obtenidas clasificaron correctamente el 79.4 % (85.2% de los nidos) y el 73.2% (94.7% de los nidos) de los casos en su grupo correspondiente (puntos de control o lugares ocupados por hormigueros) a las escalas de paisaje y microhábitat, respectivamente. Las hormigas seleccionaron fundamentalmente zonas con elevadas coberturas de eriales arbustivos, caminos y arbustos, y bajas coberturas de cultivos, para ubicar sus nidos. Los lugares seleccionados se caracterizaron por elevadas coberturas de arbustos y bajas coberturas de suelo desnudo y hojarasca. Las funciones obtenidas clasificaron correctamente el 84.8% y el 95.8% de los hormigueros encontrados en 1989. Estos resultados no fueron significativamente diferentes de los obtenidos para los hormigueros de 1988 ($\chi^2=0.015$, $p=0.90$, y $\chi^2=0.117$, $p=0.73$ para las escalas de paisaje y microhábitat, respectivamente; $gl=1$).

8.1.5 Discusión

Los resultados obtenidos demuestran que los patrones espaciales de abundancia de hormigueros de hormigas granívoras son altamente predecibles en el paisaje estudiado. La cobertura de eriales arbustivos fue el factor principal asociado tanto a la distribución de abundancias de los

hormigueros como a la selección de su lugar de emplazamiento a una escala paisajística. Los resultados del análisis de dicha selección a una escala de microhábitat fueron también consistentes con esta conclusión, ya que las hormigas seleccionaron fuertemente lugares caracterizados por una elevada cobertura de arbustos, un rasgo típico de los eriales del área de estudio. Los pastizales y cultivos, y las variables asociadas con los segundos (elevadas coberturas de suelo desnudo y hojarasca), fueron claramente rechazados. Estos resultados fueron consistentes entre los dos años de estudio a pesar de que las densidades de hormigueros aumentaron 1.7 veces.

Tabla 8.5. Principales características que pueden afectar las abundancias de hormigueros de hormigas granívoras en los tres tipos de hábitat considerados (ver Introducción).

	eriales	pastizales	cultivos
suelo:			
estabilidad	estable	estable	inestable (labrado)
desarrollo	bajo	alto	alto
disponibilidad trófica estival (semillas suelo/m ²) (\bar{X} x1000 \pm SE)	8.79 \pm 1.01 (N=70)	27.40 \pm 3.36 (N=68)	5.95 \pm 1.90 (N=126)
cobertura estival de arbustos (%) (\bar{X} \pm SE)	2.90 \pm 1.21 (N=70)	0.04 \pm 0.04 (N=68)	0.00 \pm 0.00 (N=126)

Los tres tipos de hábitat estudiados difieren considerablemente con respecto a los factores que pueden afectar la supervivencia de los hormigueros (ver Introducción

y Tabla 8.5). Los requerimientos de estabilidad del suelo explican el rechazo de los cultivos, ya que el labrado periódico destruye la estructura del suelo. Los escasos hormigueros encontrados en este tipo de hábitat pudieron ser bien entradas temporales de nidos cuya parte subterránea estuviese fundamentalmente situada bajo suelo estable próximo (los nidos de las hormigas del género *Messor* pueden extenderse bajo tierra en un radio de 4 a 5 m en torno a sus entradas; Bernard 1968), o bien pudieron ser colonias recientemente fundadas que habrían sido destruidas en el siguiente labrado del terreno (la supervivencia del hormiguero tras el labrado del suelo es muy improbable, ya que, además de removerse los 20-25 cm superiores del suelo, dicho laboreo hace que el agua penetre profundamente en el suelo, aumentando el riesgo de infección fúngica y/o bacteriana de hormigas y semillas almacenadas). Las distancias al terreno no cultivado más próximo, medidas en los hormigueros estudiados en los análisis de los patrones de selección a escala de microhábitat (n=6 en cultivos, tanto en 1988 como en 1989), no permiten elegir una u otra de estas hipótesis, ya que apoyan la primera en 1988 ($\bar{X}=0.25$ m; rango 0.1-1.0 m) y la segunda en 1989 ($\bar{X}=48.7$ m; rango 1-150 m). De todos modos, el uso de los cultivos por parte de las hormigas granívoras en el área de estudio puede considerarse como un acontecimiento anecdótico, teniendo en cuenta las bajísimas densidades de hormigueros en este tipo de hábitat y el

presumiblemente bajo tiempo de supervivencia de las entradas en ellos ubicadas.

Si las abundancias de hormigueros estuviesen limitadas por el desarrollo del suelo o la disponibilidad de alimento serían de esperar densidades mayores en pastizales que en eriales arbustivos (Tabla 8.4). Los resultados obtenidos muestran un patrón justamente opuesto (Tabla 8.3), con lo que podemos concluir que estos factores son relativamente poco importantes para las hormigas en el área de estudio. Aparte de estos factores, pastizales y eriales difieren fuertemente en su cobertura de arbustos (Tabla 8.5; $t_{136}=2.78$; $P<0.01$; datos transformados angularmente). Este rasgo, fuertemente seleccionado por las hormigas para ubicar sus nidos, ha sido interpretado como un elemento estructural que ayuda a regular la temperatura y humedad en el interior del hormiguero (Elmes y Wardlaw 1982, Sudd y Franks 1987, Rissing 1988). El clima invernal frío y húmedo del área de estudio, muy poco favorable para las hormigas granívoras, puede ser por tanto el principal factor limitante de la abundancia de hormigueros en los tipos de hábitat no cultivados. Los hormigueros situados bajo arbustos podrían sobrevivir mejor bajo las duras condiciones invernales que aquéllos situados en lugares más expuestos.

La distribución uniforme de los hormigueros en los hábitat no cultivados sugiere que la competencia

intraespecífica puede jugar también un papel importante en la regulación de la densidad de hormigueros. Espaciamientos regulares de los hormigueros han sido demostrados en numerosas comunidades de hormigas en todo el mundo (Levings y Traniello 1981), hecho que normalmente se ha interpretado como evidencia de competencia intraespecífica (Elmes 1974, Levings y Franks 1982; ver, no obstante, Ryti y Case 1986). No se recogió información suficiente para determinar cuál de los posible mecanismos competitivos empleados por las hormigas (ver Introducción) fue el principal que actuó en la población estudiada. La competencia entre colonias ya establecidas, no obstante, parece ejercer un efecto bastante débil en la supervivencia de los hormigueros, al menos a corto plazo, como consecuencia de la estrategia de búsqueda de alimento siguiendo rutas fijas (*trunk-trails*; ver Holldobler y Lumsden 1980), la capacidad de almacenamiento de semillas y la larga vida de las colonias maduras de hormigas granívoras (Ryti y Case 1988). Estas colonias, por otro lado, ejercen un fuerte efecto sobre la tasa de establecimiento de nuevos hormigueros, ya que sus obreras destruyen rápidamente las colonias jóvenes y reinas fundadoras que encuentran cuando buscan alimento (ver Sudd y Franks 1987, y referencias allí dadas).

Resumiendo, los principales factores que limitan la abundancia de hormigueros en los hábitat no cultivados del área de estudio parecen ser la disponibilidad de lugares

adecuados en los que las colonias puedan sobrevivir durante el invierno y el efecto deletéreo de las colonias establecidas sobre las recién formadas. El primer factor puede explicar el aumento de abundancias observado entre los dos años de estudio (Tabla 8.2). El otoño-invierno de 1988-89 fue excepcionalmente seco (Figura 3.1), con lo que la supervivencia invernal de los hormigueros pudo haber sido mayor de lo normal produciendo un incremento de las densidades en 1989. Este incremento, no obstante, sólo se produjo en los eriales arbustivos (Tabla 8.2), siendo además proporcional a las densidades del año anterior (Figura 8.2). Estos resultados sugieren, por un lado, que la supervivencia invernal fue el principal factor limitante de la distribución de los hormigueros en el área de estudio, y, por otro, que la capacidad de carga de cultivos y pastizales para las hormigas granívoras se halla actualmente saturada, en el primer caso por la destrucción periódica del suelo, y el segundo por la escasez de lugares adecuados para sobrevivir durante el invierno.

8.2. PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE DEPREDAION DE SEMILLAS POR PARTE DE LAS HORMIGAS GRANIVORAS

8.2.1. Introducción

Los numerosos estudios realizados en los últimos años acerca de las hormigas granívoras han demostrado el fuerte impacto que estos animales ejercen en el amplio rango de hábitats que ocupan (ver Buckley 1882 y referencias allí dadas). Muchos de estos estudios han mostrado que las hormigas granívoras pueden consumir una gran parte de la producción de semillas de al menos algunas especies de plantas (desde el 30% hasta casi el 100%; ver, por ejemplo, Nelson y Chew 1977, Pulliam y Brand 1975, Carroll y Risch 1984). Este hecho hace que las hormigas jueguen un papel muy importante en la regulación de la estructura y composición de las comunidades de plantas, así como de las de otros animales granívoros (Brown y Davidson 1977, Inouye et al. 1980, Davidson et al. 1985, Brown et al. 1986, Risch y Carroll 1986, Rissing 1986, Andersen 1987).

La mayor parte de estos estudios se han realizado en hábitats naturales tales como desiertos o praderas áridas, mientras que los hábitat modificados por el hombre, tales como los ecosistemas agrícolas, han recibido mucha menos atención. Los escasos trabajos realizados en estos hábitats

tan extendidos han mostrado la importancia de las hormigas como especies plaga (Campbell 1982), o como agentes controladores de las poblaciones de plantas arvenses (Risch y Carroll 1986), indicando también el efecto potencial de las actividades humanas sobre los patrones de búsqueda de alimento de las hormigas y sus efectos sobre el ecosistema.

Estos patrones de búsqueda de alimento se han estudiado normalmente mediante la medida de las tasas de consumo de semillas situadas en bandejas cebadas artificialmente (ver Andersen y Ashton 1985 para una revisión de las ventajas e inconvenientes de este método). Los principales factores que se ha encontrado que determinan estas tasas de consumo son el tiempo de exposición (Brown et al. 1975, Andersen y Ashton 1985), las características del cebo empleado (tamaño, forma y composición nutritiva de las semillas usadas, y densidad de semillas en las bandejas; Taylor 1977, Davidson 1978, Drake 1981, Abramsky 1983, Andersen y Ashton 1985, Kelrick et al. 1986), la estrategia de búsqueda de alimento (solitaria o en grupo) y el tamaño de la colonia (dos variables normalmente relacionadas; Beckers et al. 1991) de las especies de hormigas estudiadas (Bernstein 1975, Whitford 1978, Drake 1981, Andersen y Ashton 1985), la hora del día y época del año (Sheata y Kaschef 1971, Drake 1981, Andersen y Ashton 1985, Morton 1985), la temperatura y humedad (Sheata y Kaschef 1971, Whitford et al. 1981), la distancia al hormiguero (Taylor 1977, Davidson 1978, Drake 1981), y las

características tróficas y estructurales del hábitat en que se ubican las bandejas (estabilidad del suelo, estructura de la vegetación, disponibilidad de semillas; Bernstein 1975, Whitford et al. 1981, Carroll y Risch 1984).

En este estudio se tratan de describir y analizar los patrones espaciales y temporales (estacionales y diarios) de depredación de semillas por parte de las hormigas granívoras en el ecosistema agrícola analizado. Estos sistemas, compuestos por un mosaico de tipos de hábitat muy contrastados, proporcionan las condiciones ideales para la realización de un "experimento natural" que puede revelar el efecto de una serie de factores ambientales sobre los patrones de búsqueda de alimento de las hormigas granívoras. Se empleó un método de cebado estándar (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985), previamente probado en el área de estudio (Díaz datos inéditos), con objeto de eliminar el efecto del tiempo de exposición y de las características del cebo, y se siguió un calendario de muestreo que consideraba el ciclo estacional y diario de búsqueda de alimento de las hormigas. Los efectos de la estrategia de búsqueda de alimento y del tamaño de la colonia fueron mínimos debido al hecho de que en el área de estudio no aparece prácticamente más que una sola especie de hormiga granívora (*Messor capitatus* L.; tamaño de colonia de unas 4000 obreras, y búsqueda de alimento en grupo [Bernard 1983]; ver 8.1). Simultáneamente a las tasas de consumo de semillas, se midió la fisionomía del hábitat a dos

escalas espaciales (paisaje y microhábitat), la disponibilidad de semillas, variables meteorológicas (temperatura y precipitación), y la distancia de las bandejas al hormiguero más próximo. Los patrones de distribución espacial de estos hormigueros se analizaron en el capítulo 8.1 y en Díaz 1991b.

Las hormigas granívoras buscan su alimento desde un lugar central (el hormiguero), estando su movilidad muy restringida (Brown et al. 1979), ya que no pueden cambiar la ubicación de sus nidos como hacen otras hormigas (Sudd y Franks 1987), y sus expediciones de búsqueda de alimento son relativamente cortas (un máximo de 40 m; Bernard 1983). Es de esperar, por tanto, que las claves ambientales que explicaban los patrones de distribución espacial de los hormigueros se asocien también a los de las tasas de consumo. La búsqueda desde un lugar central implica también una estrecha asociación entre tasas de consumo y distancia hormiguero-bandeja (Stephens y Krebs 1986). Esta dependencia ha sido modelizada cuantitativamente para hormigas granívoras por Reyes-López (1987), usando un criterio de optimización consistente en la maximización del rendimiento neto de transporte (biomasa aportada al hormiguero por unidad de coste energético neto, tiempo, y biomasa de la hormiga obrera).

La actividad de búsqueda de alimento de las hormigas varía también estacional y diariamente (Bernstein 1979, Sheata y Kaschef 1971, Drake 1981, MacKay y Mackay 1984, Andersen y Ashton 1985, Morton 1985, MacKay y Mackay 1989). Estas variaciones se atribuyen normalmente a razones fisiológicas, ya que el carácter ectotermo de las hormigas hace que sus patrones de actividad dependan de la temperatura ambiente (Sheata y Kaschef 1971, Whitford et al. 1981, MacKay y Mackay 1989). Por esta razón, se esperan mayores tasas de consumo en primavera y durante la noche que en verano y durante el día. No obstante, el ciclo anual endógeno de las colonias de insectos eusociales puede ejercer también un efecto importante sobre la actividad de búsqueda de alimento. En primavera, las colonias de hormigas están en el inicio de la llamada fase ergonómica de su ciclo anual (Macevicz y Olsen 1976, Oster y Wilson 1978). Esta fase se caracteriza por el empleo de todos los recursos adquiridos en la producción de nuevas obreras, produciéndose por tanto un rápido incremento de la actividad de búsqueda de alimento a nivel de la colonia. Al final del verano comienza la fase reproductiva, y los recursos adquiridos se dedican exclusivamente a la producción de individuos sexuados. Este hecho produciría una disminución de la actividad de búsqueda de alimento debida al no reemplazamiento de las obreras perdidas por efecto de la mortalidad natural (Houston et al. 1988).

8.2.2. Análisis de los datos

Las tasas de consumo de semillas fueron estandarizadas a g/bandeja/12 h (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985), y después transformadas logarítmicamente antes de los análisis estadísticos (Sokal y Rohlf 1981). Las diferencias en las tasas de consumo con respecto al tipo de hábitat, época del año y hora del día se analizaron mediante un análisis de la varianza de clasificación triple seguido por una prueba de Tukey. Las relaciones entre las tasas de consumo y las variables tróficas y estructurales se analizaron mediante análisis de regresión múltiple por pasos (F de entrada/eliminación=4), separadamente para las escalas espaciales de paisaje y microhábitat. Dado que las bandejas estuvieron lo suficientemente separadas entre sí para asegurar que las tasas observadas eran debidas a diferentes hormigueros, se usaron los resultados obtenidos en cada una como casos independientes (réplicas) en todos los análisis (Hurlbert 1984). Las variables expresadas como coberturas se transformaron angularmente, mientras que la altura de la vegetación y la abundancia de semillas se transformaron logarítmicamente (Sokal y Rohlf 1981). Otras pruebas estadísticas empleadas se citan en su momento en el texto.

La relación entre tasas de consumo y distancia al hormiguero más próximo se estudió con ayuda del modelo desarrollado por Reyes-López (1987). Este modelo relaciona el

rendimiento de transporte (medido como biomasa transportada al nido por unidad de costo energético neto, tiempo y biomasa de la obrera) con la distancia entre hormiguero y lugar de alimentación, el tamaño de la obrera y el tamaño de la semilla. Se calcularon los parámetros de la ecuación que predice el rendimiento de transporte en función de la distancia hormiguero-alimento mediante la asignación previa de los valores correspondientes al tamaño medio de semillas y obreras. Estos tamaños se determinaron midiendo una muestra de las semillas empleadas y otra de hormigas obreras recogidas en el área de estudio (Apéndice D). A continuación se estudió el ajuste a esta ecuación de los resultados obtenidos por medio de análisis de regresión no lineal (Zar 1984). Las tasas de consumo se dieron como los porcentajes de bandejas visitadas o el porcentaje de semillas consumidas en clases de distancia de un metro ya que, por un lado, la distribución del número de bandejas ofrecidas en función de la distancia al hormiguero más próximo fue muy irregular y, por otro, a que no se midieron distancias exactas para bandejas situadas a más de 10 m del hormiguero más próximo (ver más arriba). Este método elimina también los posibles sesgos derivados de las mayores abundancias de hormigueros (y consecuentes distancias bandeja-hormiguero menores en promedio) registradas en 1989 (ver 8.1).

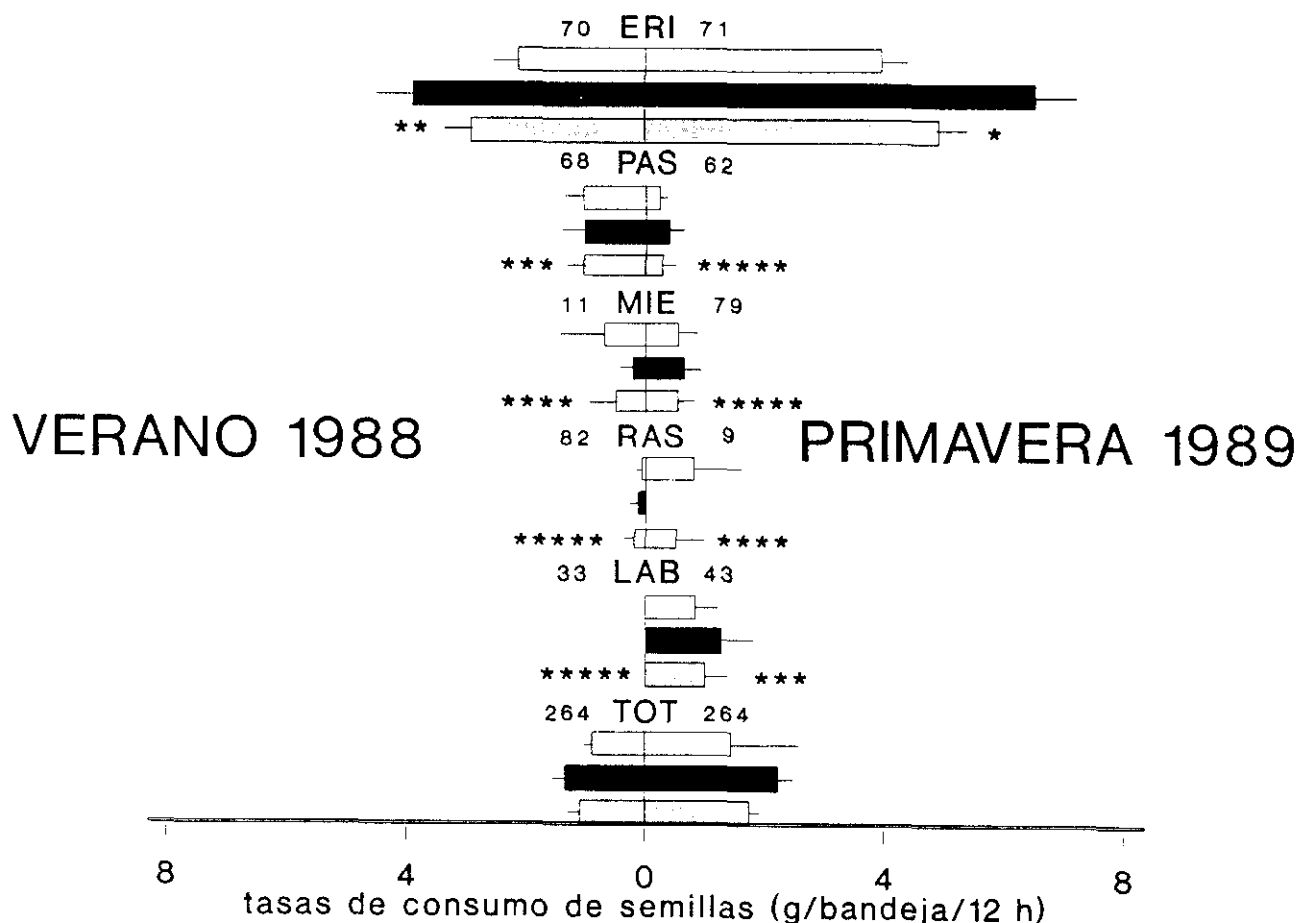
8.2.3. Resultados

8.2.3.1. Tasas de consumo de semillas

La Figura 8.3 resume los resultados obtenidos en cuanto a las tasas de consumo de semillas según época del año, tipo de hábitat y hora del día. Un análisis de la varianza de clasificación triple mostró un efecto significativo de los dos primeros factores ($F_{1,1040}=9.53$, $p=0.002$, y $F_{4,1040}=77.37$, $p<<0.001$, respectivamente), pero no de la hora del día (tasas de consumo diurnas frente a nocturnas; $F_{1,1040}=1.70$, $p=0.192$). El análisis mostró también una interacción significativa entre época del año y hábitat ($F_{4,1040}=8.2$, $p<<0.001$), siendo las interacciones que incluían la hora del día no significativas ($F_{1,1040}=0.01$, $p=0.925$, y $F_{4,1040}=1.98$, $p=0.095$, para las interacciones con época del año y hábitat, respectivamente). Teniendo en cuenta este resultado, se realizó un análisis de la varianza de clasificación doble, seguido por una prueba de Tukey, para analizar el efecto de la época del año y el tipo de hábitat sobre las tasas de consumo referidas al día completo. Los resultados (Figura 8.3) mostraron que la actividad de búsqueda de alimento de la hormigas granívoras se concentró en los eriales arbustivos en ambas épocas del año, siendo las tasas de consumo mayores en primavera que en verano. Los pastizales y campos labrados fueron explotados en cierta medida en verano y primavera, respectivamente, mientras que

el resto de los tipos de hábitat fueron utilizados sólo ocasionalmente por las hormigas granívoras.

Figura 8.3. Valores medios (\pm error estándar) de las tasas de consumo de semillas según época del año, tipo de hábitat y hora del día (barras vacías: tasas diurnas; barras rellenas: tasas nocturnas; punteado: día completo). Las medias para el día completo que comparten el mismo número de asteriscos resultaron estadísticamente indistinguibles (análisis de la varianza de clasificación doble -época y hábitat como factores de clasificación- seguido por una prueba de Tukey). Se indican también los tamaños de muestra para cada tipo de hábitat y época del año. Para más detalles, ver texto.



8.2.3.2. Relaciones entre tasas de consumo y variables ambientales

Los resultados de los análisis de regresión múltiple por pasos realizados entre las tasas de consumo y las variables ambientales consideradas se muestran en la Tabla 8.6. En general, las tasas de consumo se asociaron positivamente a la cobertura de hábitats no cultivados (eriales arbustivos y pastizales con suelos rocosos) y a los rasgos de microhábitat que indican un escaso uso humano (elevadas coberturas de piedras, caméfitos, y musgos y líquenes; ver Capítulo 5). Se encontró también una asociación positiva con lugares en que las semillas maduraron precozmente en primavera (elevadas abundancias de semillas en la vegetación). Los análisis realizados a escala paisajística alcanzaron un nivel de explicación mayor de los patrones espaciales de las tasas de consumo que los realizados a nivel de microhábitat, y los patrones primaverales de dichas tasas fueron más predecibles que los estivales (ver los valores de R^2 en la Tabla 8.6). Estas tendencias, no obstante, fueron sólo marginalmente significativas (prueba tipo Tukey para coeficientes de correlación [Zar 1984]: $q_{p-pr,m-ve}=4.68$, $p<0.01$; $q_{p-pr,p-ve}=3.45$, $p<0.1$; $q_{p-pr,m-pr}=2.76$, $p<0.2$; $p>0.5$ para las comparaciones restantes; p: escala de paisaje; m: escala de microhábitat; pr: primavera; ve: verano).

Hormigas granívoras

Tabla 8.6. Resultados del análisis de regresión múltiple por pasos con F de entrada/eliminación=4 entre las tasa de consumo de semillas por parte de las hormigas (Y) y las variables del hábitat (SVG: abundancia de semillas en la vegetación; ver Apéndice B para el resto de las abreviaturas). Se realizaron análisis separados para cada época del año y escala espacial (paisaje y microhábitat) sobre datos previamente transformados (ver 8.2.2). N=264 bandejas, $p < 0.001$ para los cuatro modelos.

EPOCA	ESCALA ESPACIAL	MODELO	R ² (%)
VERANO	paisaje	$Y = -0.09 + 0.58\text{ERI} + 0.30\text{PAS} + 1.57\text{RC}$	23.06
	microhábitat	$Y = -0.01 + 0.63\text{PIE} + 0.70\text{CAM} + 1.01\text{MLQ}$	17.58
PRIMAVERA	paisaje	$Y = 0.07 + 0.85\text{ERI} + 1.38\text{RC}$	39.26
	microhábitat	$Y = -0.04 + 1.14\text{PIE} + 1.22\text{CAM} + 0.05\text{SVG}$	27.22

Estos resultados fueron muy similares a los obtenidos al analizar los patrones espaciales de abundancia de hormigueros en el área de estudio (ver 8.1), como era de esperar sobre la base de la estrategia de búsqueda de alimento centrada en dichos hormigueros que exhiben las hormigas. Se realizó un análisis discriminante por pasos (F de entrada/eliminación=4; Dixon 1983) entre las localizaciones de las bandejas visitadas y las de los hormigueros encontrados en verano de 1988 (49 elegidos al azar de los 95 considerados para el análisis de la selección del lugar de ubicación del hormiguero a escala de microhábitat; ver Capítulo 8.1). Este análisis se realizó para ver hasta qué punto las hormigas seleccionaron diferentes lugares para alimentarse y para

emplazar sus nidos, realizándose separadamente para las dos escalas espaciales consideradas. La disponibilidad de semillas no se consideró ya que no fue medida en los puntos de ubicación de los hormigueros (las semillas rechazadas por las hormigas que quedan en torno a las entradas de los hormigueros, así como el aumento de la capacidad reproductiva de la plantas no consumidas por estos animales en torno a dichos hormigueros -ver Rissing 1986-, podrían haber producido valores exagerados de disponibilidad trófica en estos puntos). Los resultados obtenidos (Tabla 8.7) muestran que las bandejas visitadas tendieron a estar ubicadas en zonas con menor cobertura de arbustos y campos labrados que los hormigueros a la escala paisajística. A nivel de microhábitat, las bandejas visitadas estaban en lugares con mayor cobertura de hojarasca y menor altura de la vegetación que los ocupados por hormigueros. La función de clasificación obtenida en el análisis paisajístico clasificó correctamente sólo el 65.3% de los casos, un resultado no significativamente diferente del 50% esperado al azar ($G_1=2.03$, $p>0.1$). Los porcentajes de acierto de las funciones de clasificación a escala de paisaje y microhábitat (65.3% y 77.6%, respectivamente; ver Tabla 8.7) fueron también estadísticamente indistinguibles ($G_1=3.62$, $p>0.05$), aunque esta última fue más precisa de lo que cabría esperar para una asignación al azar ($G_1=6.84$, $p<0.01$).

Hormigas granívoras

Tabla 8.7. Valores medios (\pm desviación estándar, retransformados) para las variables de paisaje y microhábitat medidas en torno a hormigueros y en torno a las bandejas depredadas en verano de 1988. Los índices de las abreviaturas de las variables indican el orden en que fueron seleccionadas por un análisis discriminante por pasos realizado entre las localizaciones de las bandejas y las de los hormigueros (el porcentaje de clasificaciones correctas obtenidas con las funciones discriminantes obtenidas se indica entre paréntesis). N=49 bandejas depredadas y 49 hormigueros (elegidos al azar sobre los 95 encontrados; ver capítulo 8.1). Para más detalles, ver texto.

VARIABLE	BANDEJAS DEPREDADAS	HORMIGUEROS
paisaje	(65.3%)	
ERI	52.56 \pm 29.57	69.59 \pm 23.62
PAS	13.53 \pm 28.86	2.96 \pm 15.94
MIE	0.08 \pm 1.99	0.09 \pm 0.71
RAS	0.75 \pm 6.34	0.15 \pm 1.16
LAB ²	0.00 \pm 0.00	0.31 \pm 3.55
CM	0.47 \pm 1.07	0.78 \pm 1.37
RC	2.26 \pm 1.03	2.41 \pm 1.94
AR ¹	10.17 \pm 2.55	19.59 \pm 6.64
microhábitat	(77.6%)	
PIE	13.24 \pm 4.59	11.49 \pm 3.48
SUE	3.06 \pm 1.17	1.82 \pm 1.48
HER	40.55 \pm 11.00	51.27 \pm 8.49
CAM	5.18 \pm 5.73	4.57 \pm 5.40
ARB	0.03 \pm 0.33	0.99 \pm 5.23
HOJ ¹	2.36 \pm 3.61	0.20 \pm 0.87
MLQ	7.02 \pm 2.59	5.75 \pm 2.60
AMX ³	48.51 \pm 2.44	51.09 \pm 2.46
AMD ²	16.06 \pm 2.72	23.10 \pm 2.95

Ver Apéndice B para las abreviaturas.

8.2.3.3. Tasas de consumo en función de la distancia al hormiguero más próximo

La Figura 8.4 muestra las tasas de consumo medidas en función de la distancia entre la bandeja y el hormiguero más próximo, así como el modelo que relaciona el rendimiento neto de transporte con la distancia entre el hormiguero y el lugar de alimentación (Reyes-López 1987). El ajuste de los resultados obtenidos a las predicciones del modelo puede verse en la Tabla 8.8. Las funciones empíricas obtenidas se ajustan a la forma del modelo teórico (una función exponencial negativa), y explican un elevado porcentaje de la varianza asociada a la base de datos, aunque los valores de los parámetros de dichas funciones difieren significativamente de las estimas iniciales del modelo teórico. Los valores de la asíntota para distancias nulas fueron dos órdenes de magnitud mayores en las funciones empíricas, un resultado hasta cierto punto esperado debido a las notables diferencias de unidades en que se miden las variables dependientes en el modelo teórico y las ecuaciones empíricas ($\text{mg m J}^{-1}\text{min}^{-1}$ frente a porcentajes de semillas o bandejas depredadas). Los exponentes de las ecuaciones empíricas fueron significativamente mayores que el del modelo teórico (esto es, las tasas de consumo disminuyen con la distancia al hormiguero más lentamente que los rendimientos netos de transporte esperados), aunque estos exponentes empíricos no difirieron significativamente entre sí (prueba

de la t con 10 grados de libertad, $p > 0.2$ para las seis comparaciones posibles).

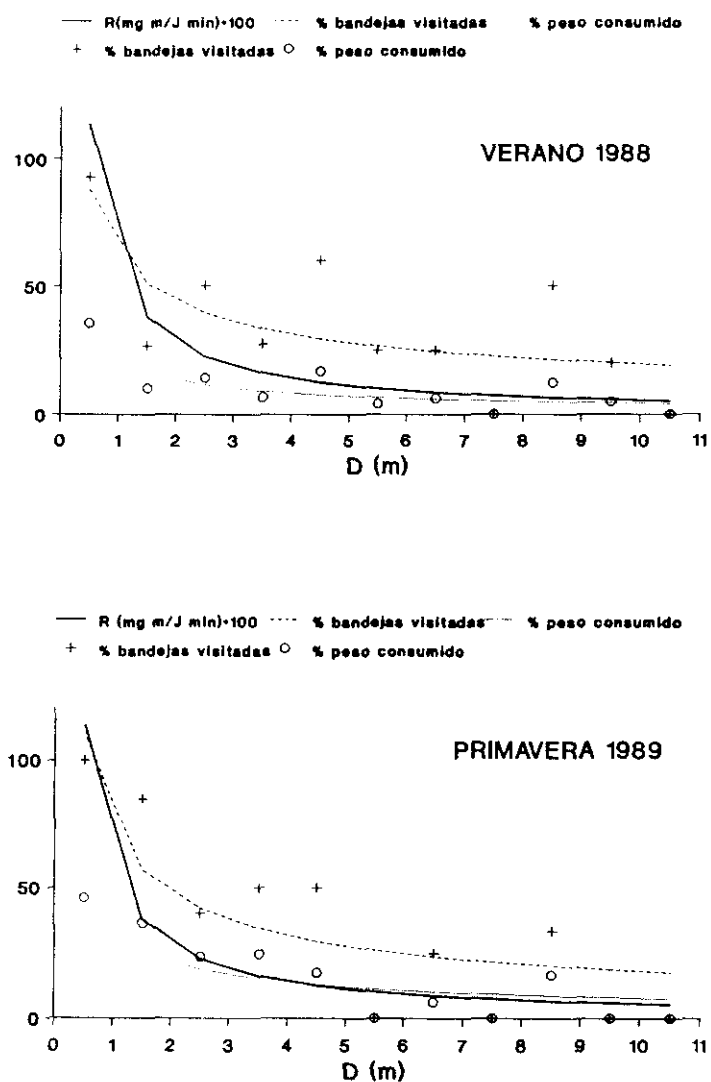
Tabla 8.8. Modelos de regresión no lineal ajustados a las relaciones entre la distancia al hormiguero más próximo (marcas de clase de los intervalos de un metro entre 0 y más de 10) y el porcentaje de bandejas depredadas (B) o del peso de semillas consumidas (P) en las dos épocas de estudio. Las estimas iniciales de la forma y los valores de los parámetros de las funciones que relacionan estas variables se obtuvieron del modelo desarrollado por Reyes-López (1987) para $C=1.66$ mm (el tamaño medio de la obrera de *M. capitatus* en el área de estudio), D en metros y R en $\text{mg m J}^{-1} \text{ min}^{-1}$ (ver Apéndice D). Se dan también los valores de R^2 para cada modelo, así como los valores de las pruebas de la t entre los valores iniciales y actuales de los parámetros de las funciones empíricas obtenidas.

		a	ES	t	b	ES	t	R^2
MODELO INICIAL ($Y=aD^b$)		0.57	--	---	-1.00	--	---	---
VERANO	B	62.31	9.79	6.31***	-0.50	0.14	3.57**	54.11
	P	21.37	2.57	8.09***	-0.68	0.13	2.46*	75.49
PRIMAVERA	B	72.76	9.82	7.35***	-0.60	0.13	3.08*	70.84
	P	33.04	4.32	7.52***	-0.62	0.13	2.92*	73.03

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. $n=11$ clases de distancia.

Hormigas granívoras

Figura 8.4. Tasas de predación de semillas, expresadas como el porcentaje de bandejas visitadas o el del peso de semillas consumidas, en clases de distancia de un metro desde el hormiguero más próximo (símbolos) para las dos épocas del año estudiadas. Las líneas continuas representan la relación entre el rendimiento neto de transporte y la distancia entre hormiguero y lugar de alimentación para los tamaños medios de semilla y obrera considerados (ver texto y Apéndice D). Las líneas discontinuas y punteadas representan las funciones empíricas obtenidas que describen la relación entre tasas de predación y distancia al hormiguero más próximo (ver Tabla 8.8).



8.2.4. Discusión

8.2.4.1. Patrones espaciales de consumo de semillas

Los resultados obtenidos muestran que el consumo de semillas por parte de las hormigas granívoras estuvo concentrado en los eriales arbustivos. Los análisis de regresión múltiple por pasos (Tabla 8.6) apoyaron esta conclusión, ya que las coberturas de eriales arbustivos y rocas, y las de piedras y caméfitos, fueron los principales factores asociados a las tasas de consumo de semillas a las escalas de paisaje y microhábitat, respectivamente (ver Capítulo 5 y Díaz 1991a). Estos resultados fueron muy similares a los obtenidos al analizar los patrones de selección del lugar de ubicación de los hormigueros (ver 8.1), como era de esperar sobre la base del comportamiento de búsqueda de alimento centrado en dichos hormigueros que muestran las hormigas granívoras (Sudd y Franks 1987).

Se encontraron, no obstante, diferencias en los valores de algunas de las variables fisionómicas medidas en torno a los hormigueros y en torno a las bandejas visitadas a la escala fina de microhábitat (Tabla 8.7), esto es, las hormigas seleccionaron lugares diferentes para alimentarse y para construir sus nidos. Este hecho pudo ser debido a una verdadera respuesta diferencial de las hormigas a las variables ambientales, o al hecho de que todos los lugares

adecuados para construir hormigueros se hallasen ya ocupados en el área de estudio. Esta última hipótesis puede ser aplicable a pastizales y cultivos, pero no a los eriales arbustivos, donde se encontraron la mayor parte de los hormigueros y de las bandejas depredadas (8.1. y Díaz 1991b). Por otro lado, no hubo diferencias en cuanto a las variables fisionómicas consideradas a la escala más amplia de paisaje. Por todo esto, los resultados parecen sugerir que las hormigas granívoras, aunque fuertemente limitadas por la disponibilidad de lugares adecuados para la construcción del hormiguero, son capaces de buscar su alimento en torno a él sin restricciones impuestas por la fisionomía del hábitat.

Las tasas de consumo primaverales se asociaron también secundaria pero significativamente a la abundancia de semillas en la vegetación a la escala de microhábitat. No se midió la disponibilidad de semillas en las proximidades de las hormigueros localizados (ver 8.2.3.2), con lo que no se puede analizar el efecto diferencial de esta variable sobre los patrones de selección de los lugares de ubicación de los hormigueros y los de búsqueda de alimento. No obstante, este resultado sugiere que, aunque los patrones generales de consumo de semillas están determinados fundamentalmente por la fisionomía del hábitat a través de su efecto sobre los lugares de emplazamiento de los hormigueros, la disponibilidad trófica puede afectar también estos patrones a través de la selección de los lugares mejores en términos de

su valor trófico entre los situados en torno a los hormigueros para la búsqueda de alimento.

8.2.4.2. Tasas de consumo y distancia al hormiguero más próximo

El valor trófico de un determinado lugar no depende sólo de su disponibilidad de presas para los animales que buscan su alimento desde un lugar central, sino que la distancia entre dicho lugar y el lugar central afecta más a las tasas de consumo en este tipo de animales (Stephens y Krebs 1986). De este modo, las tasas de consumo de semillas estuvieron fuerte e inversamente correlacionadas con la distancia entre las bandejas y el hormiguero más próximo ($r=-0.717$ y $r=-0.807$ para verano y primavera, respectivamente; $n=264$, $p<<0.0001$; coeficientes de correlación producto-momento para datos transformados logarítmicamente).

No obstante, hay una serie de variables relevantes adicionales que pueden mejorar la exactitud del modelo, tales como los tamaños de las semillas y de las hormigas obreras (Reyes-López 1987; ver Apéndice D). Los resultados obtenidos muestran un ajuste más estrecho de las relaciones observadas y las predicciones del modelo desarrollado por Reyes-López (1987) sobre estas premisas más amplias (Tabla 8.8). Dado que

este modelo relaciona la distancia con el rendimiento neto de transporte, los resultados obtenidos sugieren un comportamiento tendente al óptimo posible por parte de las obreras individuales cuando buscan alimento. Hubo, no obstante, algunas desviaciones con respecto a las predicciones del modelo, y el nivel de explicación alcanzado por las funciones empíricas sólo alcanzó el 50-75% de la varianza asociada a la base de datos. Estos hechos pudieron ser debidos a que la información fisiológica básica usada para construir el modelo procedió de medidas realizadas en especies diferentes de hormigas, tanto granívoras como no granívoras, reduciendo por tanto el poder predictivo de dicho modelo a un nivel cuantitativo ajustado (ver Reyes-López 1987, y Apéndice D). Además, las medidas se tomaron en condiciones de campo y en cortos periodos de tiempo, con lo cual el ruido estadístico introducido por fluctuaciones ambientales impredecibles no pudo ser controlado. No obstante, y teniendo en cuenta todas estas limitaciones metodológicas, los resultados aún demuestran la base subyacente de los patrones espaciales observados de consumo de semillas por parte de las hormigas granívoras, esto es, el comportamiento de búsqueda de alimento cercano al óptimo posible y centrado en el hormiguero de las obreras individuales. Este proceso explica por qué las hormigas sólo pueden buscar su alimento en las proximidades del hormiguero, cuya ubicación está por otro lado restringida por la fisionomía del hábitat (ver 8.1 y Díaz 1991b).

8.2.4.3. Patrones estacionales y diarios de consumo de semillas

Los resultados obtenidos muestran que los factores tales como la temperatura y la iluminación no fueron importantes para las hormigas dentro de los rangos de variación estudiados, ya que no se detectaron diferencias entre las tasas de consumo diurnas y nocturnas, y las diferencias estacionales fueron opuestas a las esperadas (ver Introducción y Figura 8.3). Este resultado pudo ser debido al relativamente estrecho rango de temperaturas ambientales cubierto en este estudio (Tabla 7.6). De hecho, la relativamente corta fase activa de las colonias de hormigas granívoras en el área de estudio (menos de la mitad del año) puede ser atribuída a restricciones meteorológicas (ambiente frío y húmedo desde octubre a mayo; ver Ministerio de Agricultura 1987).

Los resultados confirmaron la importancia del ciclo endógeno de las colonias de hormigas sobre los patrones estacionales de actividad de búsqueda de alimento, ya que las tendencias observadas (tasas de consumo mayores en verano que en primavera) se ajustan a las predicciones derivadas del efecto de la estrategia de asignación de los recursos adquiridos sobre las variaciones estacionales del número de obreras seguida por los insectos eusociales (ver Introducción

y Houston et al. 1988). Además, las tendencias observadas fueron opuestas a las esperadas según una hipótesis basada en limitaciones térmicas (ver más arriba), así como en el caso de que las hormigas ajustasen su actividad de búsqueda de alimento a las variaciones en la disponibilidad trófica (Briese y Macauley 1980), que fue mucho mayor en verano que en primavera (Figura 6.1). Finalmente, otra hipótesis alternativa sería que las menores temperaturas registradas en primavera fuesen más favorables para la actividad de las hormigas que las mayores temperaturas estivales. La información acerca de los requerimientos fisiológicos de las especies del género *Messor* que se requeriría para comprobar esta hipótesis no está disponible en la actualidad. No obstante, el hecho de que el rango de temperaturas estudiado (Tabla 3.1) se encuentre dentro de los rangos óptimos de actividad medidos para numerosas especies de hormigas granívoras de todo el mundo (ver, por ejemplo, Sheata y Kaschef 1971, Bernstein 1979, Briese y Macauley 1980, Morton 1982) hace que esta explicación sea cuanto menos improbable.

8.3. OBSERVACIONES FINALES

El impacto de las hormigas granívoras en el paisaje agrícola estudiado parece estar fuertemente limitado por factores ambientales y endógenos. La estrategia de búsqueda de alimento desde un lugar central, y la escasez de lugares que reúnan las condiciones fisiónómicas adecuadas para la construcción de los hormigueros (8.1 y Díaz 1991b), obligan a las hormigas a concentrar su actividad en los eriales arbustivos, que cubren sólo el 8% del área de estudio. La producción de semillas de los pastizales y cultivos, mantenida en elevados niveles por efecto del uso humano, es infrautilizada por las hormigas debido al efecto sobre ellas de las modificaciones de la fisionomía del hábitat producidas por el hombre (pastoreo, eliminación de arbustos, labrado del terreno), que supercompensan su elevada disponibilidad trófica. Los patrones estacionales de actividad de búsqueda de alimento, aparentemente basados en el ciclo endógeno de las colonias de insectos sociales, están desfasados con respecto a la disponibilidad trófica, que es máxima al final del verano (Figura 6.1) a la vez que la actividad de las hormigas coimienza a disminuir. De este modo, las poblaciones de hormigas granívoras parecen ser incapaces de seguir las variaciones espaciales y temporales de sus recursos tróficos en el paisaje estudiado. Esta situación, causada en última instancia por el efecto de las perturbaciones generadas por el uso humano en el contexto de las duras condiciones

invernales del área de estudio (ver 8.1 y Díaz 1991b), disminuye considerablemente las interacciones potenciales de las hormigas con los otros componentes del sistema formado por los animales granívoros y las semillas de que se alimentan.

Capítulo 9

AVES GRANIVORAS

PATRONES INVERNALES DE ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y AVES GRANIVORAS

AVES GRANIVORAS

PATRONES INVERNALES DE ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y AVES GRANIVORAS EN CULTIVOS CEREALISTAS DEL CENTRO DE ESPAÑA

9.1. Introducción

Numerosos trabajos han defendido la idea de que la variación espacial y temporal de las densidades de aves está determinada sobre todo por las fluctuaciones de la abundancia de sus recursos alimenticios (ver revisión de Newton 1980). No obstante, este punto de vista ha sido cuestionado por varios autores, sugiriendo que las relaciones entre las comunidades de aves y sus recursos tróficos en laxa excepto durante periodos o situaciones infrecuentes en que dichos recursos son particularmente escasos (ver Wiens 1989b).

Las aves granívoras han sido estudiadas con intensidad creciente para poner a prueba estas hipótesis. Un cierto número de trabajos, la mayoría de ellos realizados en hábitats abiertos norteamericanos, han aportado evidencias directas e indirectas acerca de la correlación positiva entre producción estival de semillas y abundancia invernal de aves granívoras (Pulliam y Brand 1975, Pulliam y Parker 1979, Dunning y Brown 1982), apoyando de esta forma la idea de que

la cantidad de alimento disponible limita los niveles demográficos de las aves granívoras invernantes. Otros investigadores, sin embargo, han obtenido resultados que apoyan el punto de vista contrario, esto es, la falta de relación entre la abundancia de alimento y la de aves invernantes (Wiens y Dyer 1975, Laurance y Yensen 1985, Pulliam y Dunning 1987). Debido a que los rasgos particulares de los hábitats, situaciones ambientales y especies estudiadas pueden haber influido en cuál de las dos alternativas prevaleció en cada caso, es interesante ampliar la información disponible, procedente hasta la fecha de forma casi exclusiva del estudio de los medios abiertos norteamericanos. En este trabajo se trata de aportar datos a este respecto mediante el análisis de las relaciones entre las abundancias de semillas y aves granívoras en una zona agrícola europea. Esta zona está compuesta por un típico mosaico de hábitats que difieren grandemente en cuanto a la cantidad de semillas que contienen (Capítulo 6 y Tellería et al. 1988, Díaz 1991a y b), proporcionando así las condiciones para la realización de un "experimento natural" que podría revelar el efecto de la abundancia de alimento sobre los patrones de distribución invernal de las aves granívoras. En este trabajo, las abundancias de aves y de semillas medidas en el área de estudio se han transformado a unidades energéticas comunes (kJ/10 ha). Este tipo de aproximación permite comparar directamente la abundancia de alimento y los requerimientos de las aves, y comprobar por tanto si el

alimento limitó o no la abundancia de aves invernantes, así como hasta qué punto dicho alimento determinó los patrones de distribución entre hábitats de estas aves.

9.2. Requerimientos energéticos de la comunidad invernante de aves granívoras

El diseño de muestreo de las tasas de consumo de semillas pretendía obtener información acerca del impacto de los tres grupos de granívoros sobre la abundancia de éstas (ver 4.2.1 y referencias allí dadas). No obstante, dicho diseño se mostró inadecuado, no obteniéndose ningún resultado a pesar de la abundancia y diversidad de aves granívoras que ocupan el área de estudio (Tellería et al. 1988). Las posibles causas de esta inadecuación (discutidas por Parmenter et al. 1984, Morton 1985 y Thompson et al. 1991) se basan en la escala espacial y temporal de movilidad de este grupo y, en nuestro caso, probablemente también al hecho de que la mayoría de las aves presentes en el área de estudio fueran aláudidos, grupo cuyos componentes se alimentan tomando las semillas directamente del suelo (Cramp 1988). Por ello, se utilizó un enfoque bioenergético para estimar el impacto de las aves sobre las abundancias de semillas (Parmenter et al. 1984, Morton 1985). A partir de los datos recogidos en los censos realizados en los inviernos de 1989

(ver 4.2.7) y 1985 (Tellería et al. 1988), se evaluó el conjunto de aves que explotaron cada tipo de hábitat mediante el algoritmo $d_a = \sum n_{ai} / \sum s_{ai}$, donde d_a es la densidad (número de aves por 10 ha) de cada especie de ave en el hábitat a , n_{ai} es el número de individuos observados en el hábitat a de la parcela i , y s_{ai} es la superficie ocupada por el hábitat a en la parcela i .

La densidad de cada especie en cada tipo de hábitat se multiplicó por su tasa metabólica diaria en libertad (FMR), que se calculó según la ecuación alométrica obtenida por Nagy (1987):

$$\log(\text{FMR}) = 0.949 + 0.749 * \log(\text{peso corporal}),$$

donde FMR se expresa en kJ día^{-1} y el peso corporal en gramos (pesos tomados de Perrins 1987). Esta ecuación se ha obtenido a partir de las medidas obtenidas durante la época de reproducción con el método del agua doblemente marcada (es prácticamente imposible recapturar aves individuales tras las 24 a 48 horas requeridas en otras fases del ciclo anual). La FMR de las aves reproductoras parece ser, no obstante, muy alta, y probablemente próxima al límite de energía movilizable por el animal, debido al esfuerzo que impone la reproducción (Paladino 1989). Los resultados obtenidos se multiplicaron por 120 días para obtener una estima de los

requerimientos de cada especie a lo largo de todo el invierno (cuatro meses, desde primeros de diciembre a finales de marzo). Por último, se calcularon los requerimientos del conjunto de aves granívoras que explotaron cada tipo de hábitat sumando los valores obtenidos para cada especie de ave granívora.

9.3. Resultados

La Tabla 9.1 resume los resultados de los conteos invernales de aves, así como los obtenidos por Tellería et al. (1988) en el invierno de 1985 siguiendo los mismos métodos, aunque considerando diferentes parcelas. Se censaron 12 especies de aves granívoras en los dos años de estudio. Tres de ellas, la Alondra *Alauda arvensis*, la Calandria *Melanocorypha calandra*, y el Pardillo Común *Carduelis cannabina*, fueron dominantes en ambos años. Las abundancias de aves granívoras fueron máximas en los rastrojos en ambos años, seguidas por las mieses. Los eriales arbustivos mantuvieron los números mínimos de aves, seguidos por los labrados en 1985 y por los pastizales en 1989. Las abundancias de aves fueron similares entre años en los eriales, pero no en los restantes tipos de hábitat: las

densidades en los pastizales fueron 1.7 veces mayores en 1985 que en 1989, mientras que las densidades en los medios cultivados fueron de 1.3 a 5.6 veces menores. A pesar de estos cambios, el patrón general de uso del hábitat fue consistente entre los dos años de estudio, con los medios cultivados (especialmente rastrojos) y los eriales arbustivos manteniendo las mayores y menores densidades de aves, respectivamente.

La Figura 9.1 muestra los resultados obtenidos al transformar las abundancias de aves y semillas en unidades energéticas comunes (ver 9.2 y 6.1.3, respectivamente). Los requerimientos energéticos de las aves para todo el invierno fueron en promedio un orden de magnitud inferiores que las abundancias de semillas para el conjunto de los cinco tipos de hábitat. La distribución entre hábitats de la abundancia de semillas y los requerimientos de las aves no coincidieron, habiendo estado los hábitats no cultivados grandemente infrautilizados (la abundancia de semillas fue casi dos órdenes de magnitud superior a los requerimientos de las aves), mientras que las mieses y labrados estuvieron relativamente suprautilizados (abundancia de semillas sólo 2 a 7 veces mayor que los requerimientos de las aves).

Aves granívoras

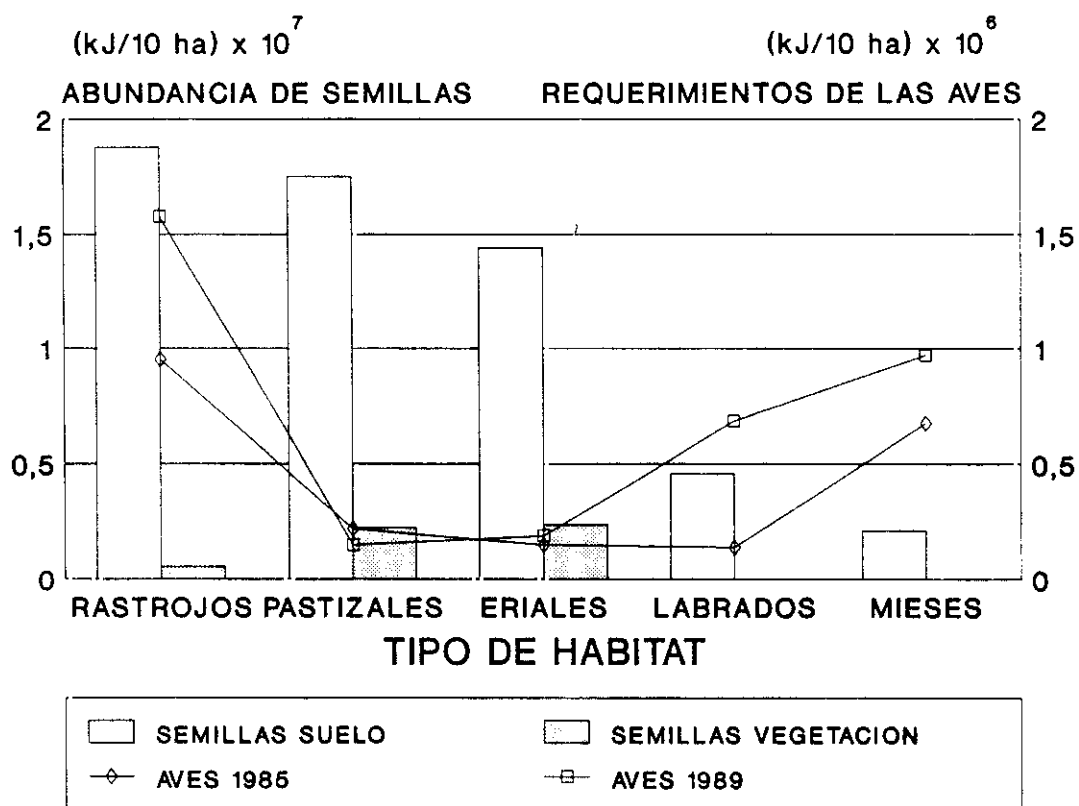
Tabla 9.1. Densidad media (nº aves/10 ha) de las doce especies de aves granívoras detectadas en los inviernos de 1985 (Tellería et al. 1988) y 1989 según tipos de hábitat. Se indican también las superficies censadas (dos repeticiones en 1985 y cinco en 1989). Para más detalles, ver texto.

	ERIALES		PASTIZALES		MIESES		RASTROJOS		LABRADOS	
año	85	89	85	89	85	89	85	89	85	89
ha	135	52	55	49	41	31	69	22	47	38
Alru	0.6	1.1	0.1	0.3	0.4	0.7	1.1	1.4	0.0	0.1
Meca	0.4	0.0	0.5	0.2	12.6	25.8	15.4	15.1	3.7	16.6
Gacr	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	1.5	0.1	0.6	0.1
Gate	0.9	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.1	0.4
Alar	2.4	1.5	10.2	4.2	24.9	19.9	23.6	23.7	2.7	8.4
Pamo	0.1	0.0	0.0	3.0	0.0	0.6	2.2	4.3	0.0	0.3
Pepe	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	16.4	0.0	0.0
Frco	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0
Cacd	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0
Cacn	1.2	3.1	4.5	0.0	0.0	1.6	9.6	39.6	0.9	18.4
Emsc	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Mica	0.6	0.2	0.7	0.7	0.0	1.5	0.8	6.3	0.1	1.5
TOT.	6.1	6.5	16.0	9.1	38.0	50.1	54.6	108.1	8.1	45.7

Alru: *Alectoris rufa*; Meca: *Melanocorypha calandra*; Gacr: *Galerida cristata*; Gate: *Galerida theklae*; Alar: *Alauda arvensis*; Pamo: *Passer montanus*; Pepe: *Petronia petronia*; Frco: *Fringilla coelebs*; Cacd: *Carduelis carduelis*; Cacn: *Carduelis cannabina*; Emsc: *Emberiza schoeniclus*; Mica: *Miliaria calandra*.

Aves granívoras

Figura 9.1. Abundancia de semillas en el suelo y en la vegetación durante el invierno de 1989, y requerimientos energéticos de las aves durante los inviernos de 1985 y 1989, según tipos de hábitat (ordenados según abundancias decrecientes de semillas en el suelo). Los valores presentados se obtuvieron mediante la transformación de las densidades de aves y semillas a unidades energéticas comunes (ver 9.2 y 6.1.3 para la metodología empleada). Nótese las diferentes escalas empleadas para mostrar los datos de aves y los de semillas.



9.4. Discusión

A pesar de la escala geográfica limitada en que se midieron las abundancias de aves, los resultados obtenidos parecen ser representativos de los patrones de abundancia y composición específica de las comunidades de aves granívoras invernantes en la Península Ibérica. Así, las estepas arbustivas tienden a mantener un escaso número de aves granívoras en invierno (0.5-9.4 aves/10 ha; Curcó y Estrada 1987, Tellería et al. 1988), algo similar a lo que ocurre en pastizales deforestados (28.6 aves/10 en promedio para la zona de La Serena; Tellería en prep.). Los campos cerealistas, sin embargo, muestran elevadas densidades de aves granívoras invernantes (30-120 aves/10 ha; Tellería y Santos 1985, Santos y Tellería 1985, Potti y Garrido 1986, Zuñiga et al. 1987). En los escasos estudios en que las densidades de aves se refirieron a los distintos tipos de hábitat que componen los cultivos (mieses, rastrojos y labrados), los resultados obtenidos mostraron un patrón similar al encontrado en este trabajo (78 aves/10 ha en rastrojos frente a 27 aves/10 ha en mieses y labrados; Curcó y Estrada 1987). Las especies dominantes en todos estos estudios fueron aláudidos (fundamentalmente *Alauda arvensis*, *Melanocorypha calandra* y *Galerida* spp.), fringílidos (sobre todo *Carduelis cannabina*) y emberícidos (fundamentalmente *Miliaria calandra*).

Los requerimientos de las aves en el área de estudio fueron en promedio un orden de magnitud menores que la abundancia de semillas cuando ambas variables se transformaron en unidades energéticas comunes (Figura 9.1). Esta gran diferencia compensaría posibles sesgos debidos a la metodología indirecta utilizada para transformar densidades de aves y semillas en energía requerida y ofrecida por el ambiente (ver Wiens 1989a para una revisión). De este modo, los resultados obtenidos sugieren que las aves granívoras invernantes en el área de estudio no estuvieron limitadas por la abundancia de alimento (ver Introducción), apoyando también la idea de que el papel de las aves en la dinámica energética de los ecosistemas es en general cuantitativamente escaso (ver Wiens 1989a).

La falta de relación entre abundancia de alimento y cantidad de aves fue también evidente a una escala local, ya que las diferencias entre hábitats de las densidades de aves no siguieron las variaciones observadas de la abundancia de semillas. Hay tres procesos posibles que pueden explicar las bajas densidades de aves mantenidas por los eriales arbustivos y pastizales en el área de estudio. Las aves pueden haber sido excluidas de estos hábitats no cultivados por la competencia por explotación con roedores y hormigas, los otros dos grupos importantes de animales granívoros que ocupan hábitats abiertos (Brown et al. 1979, Tellería et al. 1988). Esta hipótesis requiere, no obstante, que los recursos

tróficos sean limitados, una condición que no parece estar apoyada por las altas densidades de semillas encontradas a mediados del invierno (Figura 9.1). Además, y como se ha visto en anteriores capítulos, tanto roedores como hormigas se hallan limitados por la disponibilidad de una serie de rasgos fisionómicos (fundamentalmente la cobertura de arbustos), independientes de los recursos tróficos. Estos rasgos presentaron una disponibilidad muy limitada, con lo que grandes zonas de los hábitats no cultivados permanecerían prácticamente libres del impacto trófico de estos animales (Díaz 1991a y b).

Algunos trabajos han demostrado la importancia del riesgo de depredación sobre los patrones de uso del hábitat, especialmente en los casos en que el alimento es abundante (Lima et al. 1987, Newman y Caraco 1987, Brown 1988, Holbrook y Schmitt 1988). Estudios experimentales y observacionales sugieren que las especies de emberícidos norteamericanos convergentes con los aláudidos aquí estudiados perciben los árboles y arbustos como una fuente potencial de ataques y/o un obstáculo para detectar a los posibles predadores cuando buscan alimento (Lima 1990). Dado que los aláudidos fueron los principales componentes de las comunidades invernantes de aves granívoras estudiadas, la evitación de los arbustos por estas aves pudo haber sido otro proceso que actuase en el sistema estudiado. Por último, las aves que comen en el suelo tienden a preferir zonas de suelo desnudo o vegetación baja

para alimentarse (Bowden 1990, Thompson et al. 1991), un resultado que es interpretado en función de la relación inversa entre la eficacia en la búsqueda de alimento (número de presas capturadas por unidad de tiempo) y la biomasa de la vegetación (Brownsmith 1977, Thompson et al. 1991). Los pastizales y eriales arbustivos fueron los hábitats con mayor biomasa vegetal en invierno, con lo que el decremento de la eficacia en la búsqueda de alimento en estos hábitats pudo haber compensado sus mayores abundancias de alimento.

Capítulo 10

RELACIONES ENTRE LOS GRUPOS DE ANIMALES GRANIVOROS

RELACIONES ENTRE LOS GRUPOS DE ANIMALES GRANIVOROS

10.1. Introducción

En los capítulos anteriores se describen y analizan los patrones de distribución y abundancia de los tres grupos de granívoros que ocupan el medio estudiado de forma independiente y en las épocas del año más limitantes para cada uno de ellos. Los resultados obtenidos sugieren una escasa o nula asociación de dichos patrones de distribución con los de los recursos tróficos, así como fuertes asociaciones con variables estructurales relacionadas con los requerimientos fisiológicos y riesgos de depredación diferenciales de cada grupo de granívoros. De este modo, es previsible que los patrones de ocupación de los medios cerealistas por parte de los granívoros sean independientes entre sí, ya que cada grupo por separado no responde a las variaciones de sus recursos tróficos comunes, y sí que lo hace de forma diferencial a la estructura y estacionalidad del medio (ver Capítulo 2).

En este capítulo se estudiarán de manera sintética los patrones espaciales y temporales del impacto de los diferentes granívoros sobre sus recursos tróficos,

analizándose el efecto de los diferentes factores bióticos (competencia, riesgo de depredación) y abióticos (estacionalidad, estructura del hábitat) sobre dichos patrones. Para ello se empleó un enfoque "pseudoexperimental" o de "experimento mensurativo" (Hurlbert 1984), basado en la medida simultánea de las variables relevantes, estimándose a continuación el efecto relativo de cada una de ellas sobre los patrones de uso del hábitat de cada grupo mediante correlaciones múltiples por pasos (Neter et al. 1985).

10.2. Análisis de los datos

A partir de la información recogida en cada una de las épocas de muestreo (verano, invierno y primavera; ver Capítulo 4) se calcularon los valores de una serie de variables descriptoras del impacto de los diferentes grupos de granívoros sobre las semillas, de la abundancia de alimento, y de los factores estructurales y ambientales a los que se asociaron sus patrones de abundancia. Estas variables fueron las siguientes:

a) Requerimientos energéticos de la comunidad de aves granívoras (FMRAV).- se calcularon las tasas metabólicas diarias en libertad de cada especie de ave granívora censada en el área de estudio (ver 9.2), multiplicándolas a continuación por su densidad media (aves/10 ha) en cada época

del año, y sumándolas para el conjunto de la comunidad (compuesta por las especies invernantes que se detallan en la Tabla 9.1, a las que se añaden las estivales o en paso *Coturnix coturnix*, *Calandrella cinerea*, *Passer domesticus*, *Emberiza cia* y *Emberiza hortulana*; ver Tellería et al. 1988). No se consideraron gastos adicionales, tales como los asociados a la reproducción en primavera (huevos, crecimiento de los pollos, etc.), o a la muda en verano, debido a la falta de la información básica (tamaños de puesta, fenología de la muda, éxito reproductor) necesaria para calcularlos con precisión (ver Suárez y Sáez-Royuela 1985, y referencias allí dadas). Se obtuvo así un índice del impacto de la comunidad de aves granívoras sobre sus recursos tróficos, medido en kJ/día/10 ha, que a continuación se transformó logarítmicamente previamente al análisis.

b) Tasas de consumo de semillas por los roedores granívoros (TPRAT).- se midió directamente mediante bandejas cebadas con semillas (ver 4.2.1). Los resultados se dan en g/bandeja/12 h, transformados logarítmicamente (ver 7.2).

c) Tasas de consumo de semillas por las hormigas granívoras (TPHOR).- medida también mediante bandejas cebadas (4.2.1). Se consideraron las tasas medidas durante el día completo (ver 8.2.3.1), estandarizadas a g/bandeja/12 h y transformadas logarítmicamente (8.2.2).

d) Variables estructurales.- se utilizaron los dos primeros componentes principales resultantes del análisis de la estructura de la vegetación (PCI, un gradiente de biomasa de plantas herbáceas, y PCII, un gradiente inverso de intensidad de uso humano; ver Figura 5.1), así como la cobertura de arbustos (ARB), transformada angularmente (ver Capítulo 5).

e) Intensidad de iluminación nocturna (LUNA).- se caracterizó mediante una variable imaginaria (*dummy*) a la que se asignó el valor 0 para las semanas de muestreo con luna llena, creciente o menguante, y el valor 1 para las semanas con luna nueva (ver 4.1 y Apéndice A).

f) Abundancia de semillas (SEM).- se consideró el número de semillas por metro cuadrado presentes en el suelo y en la vegetación (transformado logarítmicamente), valor que se obtuvo sumando los resultados para estas dos localizaciones (ver 4.2.5.1 y 6.1.1).

g) Abundancia de artrópodos (ART).- se calcularon las biomásas de artrópodos por metro cuadrado (ver 4.2.5.2 y 6.2.3), transformándolas a continuación logarítmicamente.

Los valores de estas variables se promediaron para cada tipo de hábitat en cada parcela de estudio (ver 7.2),

considerándose los valores obtenidos como muestras independientes. La elección de esta escala espacial de análisis es un compromiso que trata de minimizar los problemas matemáticos asociados a las diferentes escalas de variabilidad espacial de los medidas consideradas y las diferentes superficies de las unidades de análisis elegidas (ver Apéndice A y Figura 4.1), a la vez que trata de mantener un tamaño muestral suficiente para realizar análisis multivariantes. Así, para el caso de semillas, artrópodos y tasas de consumo por parte de las hormigas se comete pseudoreplicación por reducción (Hurlbert 1984) al eliminar la variabilidad entre puntos de muestreo (que serían las muestras independientes más adecuadas dada la escala espacial de movimiento de estos grupos; ver 8.2.2) dentro de cada parcela/hábitat. En el caso de las aves, sin embargo, su gran movilidad y su tendencia a distribuirse de manera agregada introduce importantes sesgos en los cálculos de densidad si las abundancias de estos organismos se miden sobre superficies demasiado reducidas (Haila 1988), siendo la escala más adecuada para su análisis la parcela de estudio o el tipo de hábitat. Esta escala espacial, sin embargo, disminuye mucho el tamaño de muestra disponible, haciendo imposible el análisis multivariante conjunto de granívoros y factores del medio. Para paliar en parte los posibles sesgos derivados las diferentes superficies censadas se eliminaron del análisis las combinaciones parcela/hábitat con una

cobertura inferior al 10% de la parcela (1.6 ha; ver Apéndice A y Figura 4.1).

Los cálculos y análisis se realizaron de forma independiente para cada época del año. Las relaciones entre la variable dependiente (índices de impacto de cada grupo de granívoros en cada época del año) y las variables independientes (índices de impacto de los otros dos grupos, variables estructurales, intensidad de iluminación nocturna, y abundancia de alimento) se estudiaron mediante análisis de correlación simple (Sokal y Rohlf 1981, Zar 1984) y análisis de regresión múltiple por pasos con F de entrada/eliminación=4 (Neter et al. 1985).

10.3. Resultados

Los resultados obtenidos muestran que los patrones de distribución y abundancia cada grupo de granívoros en el medio estudiado tendían a ser independientes de las de los otros dos (Tabla 10.1). Las únicas relaciones significativas entre grupos aparecen entre aves y roedores en invierno, sugiriendo, si se considera aisladamente este resultado, la

existencia de interacciones negativas (competencia por explotación) entre estos grupos. No obstante, esta interpretación exige que se den además asociaciones positivas con la distribución del recurso, y que éste sea limitante en relación con los requerimientos de los consumidores (ver Capítulo 2); ninguna de las dos condiciones se cumple en el sistema estudiado (ver Capítulos 7 y 9), mostrando además ambos grupos fuertes asociaciones de signo opuesto con las variables descriptoras de la estructura del medio (Tabla 10.1), relacionadas con sus respuestas diferenciales a factores independientes de la distribución de los recursos tróficos tales como el riesgo de depredación, la dependencia de refugios estables o la accesibilidad del alimento (ver 7.4 y 9.4). De esta forma, las interacciones negativas encontradas no pueden interpretarse como evidencias de competencia entre ambos grupos, sino como el resultado del rastreo independiente y diferencial de los rasgos estructurales más adecuados para la supervivencia invernal de cada grupo.

Tabla 10.1. Coeficientes de correlación simple (en negrita, $p(0.05)$) y modelos resultantes del análisis de correlación múltiple por pasos, entre los índices del impacto de cada grupo de granívoros en cada época del año (variable dependiente) y los índices de impacto de los otros dos grupos, las variables estructurales, la intensidad de iluminación nocturna, y la disponibilidad trófica (variables independientes). Ver Análisis de los Datos para la descripción de las variables y sus abreviaturas.

	VAR. INDEPENDIENTES											
VAR. DEPENDIENTE	FMRAV	TPRAT	TPHOR	PCI	PCII	ARB	LUNA	SEM	ART	N	MODELO	R ²
Verano												
FMRAV	---	0.026	0.074	0.234	0.150	0.152	0.009	0.114	0.268	29	-----	---
TPRAT	0.026	---	-0.080	-0.068	-0.200	-0.081	0.403	0.169	-0.007	29	0.02+0.11 LUNA	13.17
TPHOR	0.074	-0.080	---	0.513	0.580	0.235	0.293	0.185	0.477	29	0.35+0.20 PCII +0.20 LUNA	46.00
Invierno												
FMRAV	---	-0.529	---	-0.469	-0.454	-0.156	-0.089	-0.040	-0.317	33	3.63-1.22 TPRAT	25.63
TPRAT	-0.529	---	---	0.404	0.409	0.241	0.539	0.001	0.332	33	0.84-0.21 FMRAV +0.47 LUNA	49.17
Primavera												
FMRAV	---	-0.003	-0.001	0.533	-0.036	0.065	-0.021	0.557	0.413	30	2.76+0.11 PCI +0.22 SEM	36.99
TPRAT	-0.003	---	-0.230	0.361	-0.232	-0.152	0.152	-0.112	0.105	30	0.09+0.06 PCI	0.10
TPHOR	-0.001	-0.230	---	-0.013	0.583	0.364	-0.383	0.094	0.215	30	0.21+0.22 PCII	31.67

La abundancia de alimento sólo pareció ser importante para las aves granívoras en primavera, época en que los requerimientos de la comunidad se asociaron positivamente a las zonas de mayor producción primaria (elevadas biomásas de plantas herbáceas, artrópodos y semillas), aunque esta circunstancia no implicó la aparición de interacciones con los otros dos grupos. Los roedores granívoros presentaron abundancias mínimas en esta época del año (sólo cuatro capturas frente a las 16 y 33 de verano e invierno, respectivamente, con el mismo esfuerzo de trampeo; Díaz 1991a y datos inéditos), con lo que su impacto sobre los recursos, que además comenzaron a renovarse en el medio (ver Capítulo 6), fue también muy escaso, circunstancia que hizo imposible su análisis con unas mínimas garantías de fiabilidad (Capítulo 7). En cuanto a las hormigas granívoras, los patrones de distribución de su impacto sobre las semillas se asociaron con los de los elementos estructurales relacionados con la supervivencia de los hormigueros (estabilidad del suelo [escaso uso humano] y cobertura de arbustos), como cabe esperar para organismos de movilidad restringida que dependen de refugios estables (ver Capítulo 8). Este patrón se mantuvo en verano para las hormigas granívoras, mientras que las aves no respondieron en esta época a ninguna de las variables consideradas y los roedores únicamente disminuyeron su actividad en las noches con riesgos de depredación elevados (alta intensidad de luz lunar).

10.4. Discusión

Los resultados obtenidos se ajustan en general a lo que cabría esperar si los patrones de ocupación del medio estudiado por parte de los granívoros fuesen independientes entre sí y de la distribución de sus recursos tróficos. Cada grupo de animales granívoros responde al mosaicismo espacial y temporal de los cultivos cerealistas en función de sus peculiares requerimientos de lugares seguros y accesibles para anidar o alimentarse, que a su vez vienen determinados por rasgos biológicos básicos tales como la movilidad, la dependencia ambiental de los ritmos de actividad y la estrategia de búsqueda de alimento. Estos rasgos diferenciales fueron analizados por Brown et al. (1979), encontrando que, si bien explicaban en parte la coexistencia simpátrica de los tres grupos de granívoros, no eran suficientes para evitar la competencia entre ellos en hábitats naturales homogéneos tales como los desiertos, sobre todo teniendo en cuenta los amplios solapamientos de las dietas que estos animales exhiben.

En el caso de los cultivos, sin embargo, el contrastado mosaicismo ambiental mantenido por el uso humano hace que estas respuestas diferenciales se traduzcan en patrones espaciales y temporales disyuntos de uso del hábitat, que en este caso sí propician una escasa o nula coincidencia en el

uso de los recursos tróficos. Las hormigas granívoras se hallan permanentemente acantonadas en los medios estables, estando además sus hormigueros ligados a la presencia de arbustos (ver 8.1 y Díaz 1991b). Su actividad de búsqueda de alimento se halla por tanto espacialmente muy restringida, dada su estrategia de búsqueda de alimento centrada en dichos hormigueros y su baja movilidad (ver 8.2). El carácter ectotermo de estos animales y sus ritmos endógenos de asignación de los recursos tróficos adquiridos restringen más aún su impacto sobre estos recursos, ya que su ciclo de actividad temporal queda desfasado con respecto al de la abundancia de alimento (ver 8.2 y 8.3). En el caso de los roedores, la necesidad de refugios estables y seguros durante la época invernal les hace depender también de zonas con cobertura arbustiva, aunque su mayor movilidad les permite explotar otras zonas en circunstancias favorables (ver Capítulo 7, Hansson 1979 y Díaz 1991a). No obstante, la escasez de los rasgos estructurales necesarios para la construcción y mantenimiento de estos refugios parece inducir una elevada mortalidad durante la época invernal (ver Capítulo 7), que mantendría las poblaciones de estos animales en niveles bajos con relación a los recursos tróficos disponibles (al contrario de lo que ocurre en medios estructuralmente más complejos como los encinares de *Quercus rotundifolia* aislados entre cultivos; ver Tellería et al. 1991).

De este modo, las modificaciones estructurales derivadas del uso humano de los medios cerealistas limitan fuertemente los patrones de distribución y abundancia de los dos grupos de granívoros con menor capacidad de respuesta en el tiempo ecológico, mientras que el reciente origen de estos medios (Johnston y Klitz 1977) y su rápida tasa de cambio probablemente han limitado también sus respuestas en el tiempo evolutivo (de hecho, estos grupos de granívoros presentan en los cultivos comunidades mínimamente diversificadas en comparación con las que ocupan medios naturales; ver Zorrilla et al. 1986, Serrano et al. 1987 y 1988, y Delibes 1985, Gosálbez y López-Fuster 1985 y Alcántara 1989 como ejemplos de comunidades de hormigas y roedores, respectivamente, en la Península Ibérica). Estas restricciones limitan el rastreo por parte de estos dos grupos de sus recursos tróficos, que quedarían por tanto infrautilizados y en gran parte disponibles para el tercer grupo de granívoros, las aves. El papel de estos animales en los flujos de materia y energía de la mayor parte de los ecosistemas es sin embargo generalmente escaso (hasta el punto de haber recibido denominaciones tales como "adornos" - *frills*- o "recogedores superficiales de crema" -*cream skimmers*-; ver revisiones de Wiens 1989b y Brown 1986, respectivamente), idea que coincide plenamente con los resultados obtenidos en este estudio (las aves sólo habrían consumido un 10% de las semillas disponibles durante el invierno -ver Capítulo 9-; la información disponible para

primavera y verano no permitió realizar estimas precisas de su impacto sobre los recursos tróficos; ver 10.2.a). Por otro lado, la comunidad de aves granívoras rastreó la abundancia de alimento en el medio únicamente en primavera, época en que la tasa de renovación de dicho recurso es máxima, mientras que en el resto de las épocas del año respondió a factores estructurales de forma opuesta a la de los otros dos grupos de granívoros (invierno; ver Capítulo 9) o no respondió en absoluto a la variabilidad espacial de ninguno de los factores considerados (verano; ver Tabla 10.1). Estas respuestas diferenciales, de nuevo basadas en los rasgos biológicos fundamentales del grupo (básicamente, gran movilidad que permite respuestas rápidas en el tiempo ecológico, disminuyendo además la presión de selección en el tiempo evolutivo; ver Brown et al. 1979, Pulliam y Parker 1979, Thompson et al. 1991), implicarían un bajo nivel de interacción entre las aves y los otros dos grupos de granívoros, al ser las primeras incapaces de ejercer un impacto significativo sobre el recurso trófico común.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

Los cultivos cerealistas presentan una elevada variabilidad en sus características tróficas y estructurales, en gran parte atribuible al uso humano a que están sometidos. Esta variabilidad se traduce en un fuerte mosaicismo espacial y temporal de los factores potencialmente relevantes para los animales granívoros, cuyas necesidades y respuestas varían además en función de sus peculiares requerimientos biológicos y de los ciclos naturales del ambiente.

Los roedores granívoros no se asociaron en ninguna época del año con la distribución de sus recursos tróficos. Los factores determinantes de sus patrones de distribución y abundancia fueron el riesgo de depredación (necesidad de lugares de alimentación nocturnos seguros en noches con luna) y los requerimientos de nidificación (necesidad de refugios diurnos estables durante el invierno). La escasez de estos recursos de naturaleza estructural mantendría las poblaciones de estos animales en niveles relativamente bajos, lo cual originaría un escaso impacto sobre los recursos tróficos.

Las hormigas granívoras se encuentran fuertemente limitadas por factores ambientales y endógenos. Los patrones de abundancia de los hormigueros se asociaron con la distribución de los lugares con las condiciones fisiónómicas adecuadas para su construcción y mantenimiento (suelo estable

Conclusiones

y cobertura de arbustos). Estos lugares son muy escasos debido a las actividades humanas. El impacto de las hormigas sobre las semillas estuvo muy limitado espacialmente, debido a su escasa movilidad en torno a estos hormigueros, y también temporalmente, ya que sus ciclos estacionales de actividad estuvieron desfasados con respecto a los del recurso.

La gran movilidad de las aves les permitió rastrear en el espacio y en el tiempo las condiciones tróficas y estructurales más favorables, asociándose con la distribución del alimento en primavera, aunque no en verano ni en invierno. Durante estas últimas épocas primaron factores de tipo estructural, posiblemente relacionados con el riesgo de depredación y/o la accesibilidad de los recursos. Estos hechos implicarían un bajo impacto de las aves sobre sus recursos tróficos (asociación con los recursos sólo en la época en que se renuevan, y desconexión durante el resto del año).

De este modo, los efectos de factores no relacionados con los recursos tróficos propician respuestas diferenciales por parte de los distintos grupos de granívoros a la variabilidad ambiental. En el caso de los cultivos, esta variabilidad se manifiesta como un contrastado mosaicismo mantenido por el uso humano, lo cual propicia que estas respuestas diferenciales se traduzcan en patrones espaciales

Conclusiones

y temporales de uso del hábitat prácticamente disyuntos. Este hecho da lugar, por un lado, a una infrautilización de los recursos tróficos y, por otro, a la inexistencia de relaciones entre grupos de granívoros, que ocupan por tanto los cultivos cerealistas de forma independiente.

APENDICES

APENDICES

APENDICE A. Coberturas de los cinco tipos de hábitat (medidos sobre fotografías aéreas del área de estudio) y número de puntos de muestreo (entre paréntesis) para cada parcela y época del año. Se muestran también las fechas de muestreo, así como el nivel de iluminación lunar en dichas fechas (L: noches con luna; O: noches sin luna). **ERI:** eriales arbustivos; **PAS:** pastizales; **MIE:** mieses; **RAS:** rastrojos; **LAB:** labrados.

VERANO 1988

PARC	ERI	PAS	MIE	RAS	LAB	FECHA MUESTREO	L
01	-	60(13)	-	11(3)	29(6)	29/VIII-01/IX	L
02	-	20(5)	-	26(6)	54(11)	29/VIII-01/IX	L
03	-	2(1)	-	75(16)	23(5)	22-25/VIII	L
04	40(9)	-	10(3)	50(10)	-	29/VIII-01/IX	L
05	100(22)	-	-	-	-	22-25/VIII	L
06	45(9)	-	5(2)	50(11)	-	06-09/VIII	L
07	100(22)	-	-	-	-	06-09/VIII	L
08	8(1)	13(3)	6(2)	66(15)	7(1)	13-16/VIII	O
09	-	63(13)	-	25(5)	12(4)	13-16/VIII	O
10	10(2)	50(11)	15(4)	25(5)	-	13-16/VIII	O
11	-	90(19)	-	-	10(3)	06-09/VIII	L
12	24(5)	15(3)	-	55(11)	6(3)	22-25/VIII	L
TOT.	27.25 (70)	26.08 (68)	3.00 (11)	31.92 (82)	11.75 (33)		

Apéndices

APENDICE A (Cont.)

INVIERNO 1989

PARC	ERI	PAS	MIE	RAS	LAB	FECHA MUESTREO	L
01	-	60(13)	29(6)	11(3)	-	17-20/I	L
02	-	20(5)	60(12)	20(5)	-	17-20/I	L
03	-	2(1)	23(5)	-	75(16)	17-20/I	L
04	40(9)	-	-	8(3)	52(10)	24-27/I	L
05	100(22)	-	-	-	-	24-27/I	L
06	45(9)	-	5(2)	5(2)	45(9)	31/I-03/II	L
07	100(22)	-	-	-	-	31/I-03/II	L
08	8(2)	13(3)	22(5)	39(8)	18(4)	31/I-03/II	L
09	-	61(13)	14(4)	25(5)	-	07-10/II	O
10	10(2)	44(8)	15(4)	16(4)	15(4)	07-10/II	O
11	-	90(19)	10(3)	-	-	07-10/II	O
12	24(5)	15(3)	14(4)	12(3)	36(7)	24-27/I	L
TOT.	27.25 (71)	25.42 (65)	16.00 (45)	11.33 (33)	20.00 (50)		

PRIMAVERA 1989

PARC	ERI	PAS	MIE	RAS	LAB	FECHA MUESTREO	L
01	-	53(11)	29(6)	-	18(5)	05-08/VI	O
02	-	20(5)	60(12)	15(4)	5(1)	05-08/VI	O
03	-	2(1)	98(21)	-	-	13-16/VI	L
04	40(9)	-	33(6)	7(2)	20(5)	05-08/VI	O
05	100(22)	-	-	-	-	13-16/VI	L
06	45(9)	-	21(6)	-	32(7)	20-23/VI	L
07	100(22)	-	-	-	-	20-23/VI	L
08	8(2)	8(2)	33(7)	6(3)	45(8)	20-23/VI	L
09	-	61(13)	12(4)	-	27(5)	27-30/VI	L
10	10(2)	44(8)	15(5)	-	31(7)	27-30/VI	L
11	-	90(19)	10(3)	-	-	27-30/VI	L
12	24(5)	15(3)	43(9)	-	18(5)	13-16/VI	L
TOT.	27.25 (71)	25.42 (62)	29.50 (79)	2.33 (9)	16.33 (43)		

APENDICE B. Variables empleadas para la caracterización fisionómica de los puntos de muestreo y los hormigueros localizados durante el periodo de estudio. Las coberturas se estimaron visualmente tras un periodo de entrenamiento (Prodon y Lebreton 1981).

1. Escala de paisaje (variables medidas sobre un círculo de 25 m de radio -0.25 ha- centrado en los hormigueros o en los puntos de muestreo).

ERI	Cobertura (%) de eriales arbustivos.		
PAS	"	"	" pastizales.
MIE	"	"	" mieses (cereal o girasol en crecimiento).
RAS	"	"	" rastrojos.
LAB	"	"	" campos labrados.
CM	"	"	" caminos.
RC	"	"	" rocas (amontonamientos, vallas, y afloramientos rocosos).
AR	"	"	" arbustos.

2. Escala de microhábitat (variables medidas sobre un círculo de 56 cm de radio -1 m²- centrado en los hormigueros o en los puntos de muestreo).

PIE	Cobertura (%) de piedras.		
SUE	"	"	" suelo desnudo.
HER	"	"	" plantas herbáceas.
CAM	"	"	" caméfitos (pequeños arbustos, de menos de 5 cm de altura).
ARB	"	"	" arbustos (de más de 5 cm de altura).
HOJ	"	"	" hojarasca.
MLQ	"	"	" musgos y líquenes.
AMX	Altura máxima de la vegetación (cm).		
AMD	Altura media de la vegetación (cm), estimada.		

Apéndices

APENDICE C. Número de especies de plantas según familias detectadas en el área de estudio.

Se dan los resultados obtenidos por E. Pangua (en preparación) acerca de la composición taxonómica de la vegetación y los obtenidos en este estudio acerca de la producción y banco de semillas. E: eriales arbustivos; P: pastizales; M: mieses; R: rastrojos; L: labrados; T: conjunto del área de estudio.

	nº especies en la vegetación						nº especies de semillas					
	E	P	M	R	L	T	E	P	M	R	L	T
AM Amaranthaceae	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
AB Ambrosianaceae	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1
AR Aristolochiaceae	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
BR Boraginaceae	1	1	2	1	-	4	3	3	4	5	5	6
CM Campanulaceae	-	2	-	1	-	2	1	1	-	-	-	2
CA Caryophyllaceae	8	6	5	6	1	16	14	16	3	11	6	24
CY Cyperaceae	-	1	-	-	-	1	1	4	2	-	-	4
CT Cistaceae	4	-	-	-	-	4	8	2	-	-	-	9
CP Compositae	11	17	2	9	2	30	17	13	3	7	5	29
CV Convolvulaceae	1	1	1	1	1	2	-	1	-	1	-	1
CR Cruciferae	3	1	2	5	1	8	4	5	3	4	1	10
DI Dipsacaceae	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
ES Scrophulariaceae	1	1	-	-	-	1	2	5	2	6	1	7
EU Euphorbiaceae	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	1
FU Fumariaceae	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
GE Geraniaceae	1	2	-	1	-	2	3	1	-	-	-	3
GL Globulariaceae	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
GR Graminae	15	17	4	9	3	31	23	32	8	21	13	44
JU Juncaceae	-	-	-	-	-	-	1	2	1	2	1	2

Apéndices

APENDICE C (Cont.)

	nº especies en la vegetación						nº especies de semillas					
	E	P	M	R	L	T	E	P	M	R	L	T
LB Labiatae	8	1	1	-	-	10	12	7	3	3	2	15
LL Liliaceae	1	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-
LI Linaceae	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1
PP Papaveraceae	-	1	1	2	1	2	-	2	-	1	-	2
PL Papilionaceae	10	13	4	13	-	25	22	24	5	6	5	37
PG Plantaginaceae	-	1	-	-	-	1	1	2	-	1	-	2
PB Plumbaginaceae	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
PO Polygalaceae	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1
PY Polygonaceae	1	2	2	3	1	7	3	5	3	5	3	8
PT Portulacaceae	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	2	2
PR Primulaceae	2	-	1	2	1	4	1	2	2	2	1	3
CH Chenopodiaceae	-	-	1	-	1	1	1	1	2	4	2	4
RA Ranunculaceae	1	-	1	4	1	5	-	4	1	1	2	5
RE Resedaceae	-	1	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-
RO Rosaceae	1	2	1	1	-	4	1	1	-	-	-	1
RU Rubiaceae	2	1	1	1	1	3	3	3	1	1	-	4
SO Solanaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
TY Thymelidaceae	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
UM Umbeliferae	2	3	1	3	-	6	6	4	1	3	-	10
VA Valerianaceae	1	-	-	-	-	1	2	2	-	1	1	2
VB Verbenaceae	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
VI Violaceae	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
DS Desconocidas	-	-	-	-	-	-	14	14	7	6	4	27
TOTAL	80	75	31	64	15	183	149	172	56	94	55	270

Apéndices

APENDICE D. Modelo que relaciona el rendimiento de transporte (R , biomasa transportada al hormiguero por unidad de coste energético neto, tiempo, y biomasa de la obrera) y la distancia (D) entre dicho hormiguero y el lugar de alimentación (según Reyes-López 1987).

$$R = \frac{1}{D} * \frac{M_s}{M_h * \left[\frac{C_d}{V_d} + \frac{C_c}{V_c} \right]}$$

M_s : peso fresco de la semilla (6.6 ± 0.2 mg; $n=31$; $\bar{X} \pm SE$).

C : anchura máxima de la cabeza de la obrera (1.66 ± 0.07 mm; rango 0.95–3.35 mm; $n=72$ obreras de *Messor capitatus* tomadas de 15 hormigueros diferentes en primavera de 1988).

M_h : peso fresco de la obrera (mg), estimado a partir de la ecuación $M_h = 3.3(0.372C^{2.547})$; $R^2=90.1\%$. Esta ecuación se obtuvo midiendo también los pesos secos de las 72 obreras en las que se midió la anchura de la cabeza (según Díaz y Díaz 1990), corrigiéndose a continuación para obtener el peso fresco considerando que el peso seco es aproximadamente un 30% del peso fresco en la hormigas (Persson y Lohm 1977).

$C_d = 173M_h^{-0.3519}$: consumo metabólico de la obrera descargada.

$C_c = C_d + 5.75M_s$: consumo metabólico de la obrera llevando una semilla de masa M_s .

$V_d = 0.0878T - 0.1724$: velocidad de la obrera descargada.

$V_c = 0.0876T + 0.8369C - 1.139((M_h + M_s)/M_h) + 0.3566$: velocidad de la obrera llevando una semilla de masa M_s .

T : temperatura (21°C , la temperatura para la que son válidas las ecuaciones que predicen los costes metabólicos (ver Reyes-López 1987, y referencias allí dadas)).

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- Abramsky Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia* 57: 328-332.
- Acosta F.J., Ferradas M.A. y Martín J.V. 1985. La competencia interespecífica como causa de estabilidad en las rutas preferenciales de *Messor capitatus* (Latreille) (HYM. Formicidae). *Studia Oecologica* VI: 267-278.
- Alcántara M. 1986. Preferencias de hábitat del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* L.) en medios agrícolas. Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense, Madrid.
- Alcántara M. 1989. Análisis de la distribución altitudinal de la fauna de micromamíferos de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central; España). *Acta Biol. Mont.* 9: 85-92.
- Andersen A.N. 1987. Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos* 48: 171-174.
- Andersen A.N. y Ashton D.H. 1985. Rates of seed removal by ants at heath and woodland sites in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 10: 381-390.
- Angelstam P., Hansson L. y Pehrsson S. 1987. Distribution borders of field mice *Apodemus*: the importance of seed abundance and landscape composition. *Oikos* 50: 123-130.
- Becker M. 1961. Análisis y valoración de piensos y forrajes. Acribia, Zaragoza.

Referencias bibliográficas

- Beckers R., Goss S., Deneubourg J.L. y Pasteels J.M. 1991. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche* 00: 000-000.
- Bernard F. 1968. Les fourmis (Hym. Formicidae) d'Europe occidentale et septentrional. Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen, vol. 3. Masson, Paris.
- Bernard F. 1983. Les fourmis et leur milieu en France méditerranéenne. Encyclopédie Entomologique, vol. XLV. Lechevalier, Paris.
- Bernstein R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56: 213-219.
- Bernstein R.A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *J. Anim. Ecol.* 48: 921-930.
- Bowden C.G.R. 1990. Selection of foraging habitats by Woodlarks (*Lullula arborea*) nesting in pine plantations. *J. Appl. Ecol.* 27: 410-419.
- Briese D.T. 1982. Relationship between the seed-harvesting ants and the plant community in a semi-arid environment. En: *Ant-plant interactions in Australia*. Buckley R.C. (ed). Junk, The Hague, pp. 11-24.
- Briese D.T. y Macauley B.J. 1980. Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Aust. J. Ecol.* 5: 121-134.
- Brown J.S. 1988. Patch use as an indicator of patch preference, predation risk, and competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 37-47.

Referencias bibliográficas

- Brown J.H. 1986. The roles of vertebrates in desert ecosystems. En: **Pattern and process in desert ecosystems**. Whitford W.G. (ed). University of New Mexico Press, Albuquerque, pp. 51-71.
- Brown J.H. y Davidson D.W. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. **Science** 196: 880-882.
- Brown J.H., Davidson D.W., Munger J.C. e Inouye R.S. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. En: **Community ecology**. Diamond J. y Case T.J. (eds). Harper and Row, New York, pp. 41-61.
- Brown J.H., Davidson D.W. y Reichman O.J. 1979a. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. **Amer. Zool.** 19: 1129-1143.
- Brown J.H., Grover J.J., Davidson D.W. y Lieberman, G.A. 1975. A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. **Ecology** 56: 987-992.
- Brown J.H. y Heske E.J. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. **Science** 250: 1705-1707.
- Brown J.H. y Munger J.C. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. **Ecology** 66: 1545-1563.
- Brown J.H., Reichman O.J. y Davidson D.W. 1979b. Granivory in desert ecosystems. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 10: 201-227.
- Brownsmith, C.B. 1977. Foraging rates of starlings in two habitats. **Condor** 79: 386-387.

Referencias bibliográficas

- Buckley R.C. 1982. Ant-plant interactions: a world review.
En: **Ant-plant interactions in Australia**. Buckley R.C. (ed). Junk, The Hague, pp. 111-141.
- Calver M.C. y Wooller R.D. 1982. A technique for assessing the taxa, length, dry weight and energy content of the arthropod prey of birds. **Aust. Wildl. Res.** 9: 293-301.
- Campbell M.H. 1982. Restricting losses of aerially sown seeds due to seed-harvester ants. En: **Ant-plant interactions in Australia**. Buckley R.C. (ed). Junk, The Hague, pp. 25-30.
- Capen D.E. (ed) 1981. **The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat**. USDA Forest Service, Vermont.
- Carretero J.L. 1977. Estimación del contenido de semillas de malas hierbas en un suelo agrícola como predicción de su flora adventicia. **An. Inst. Bot. Cavanilles** 34: 267-278.
- Carroll C.R. y Risch S.J. 1984. The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis germinata*. **Oecologia** 61: 388-392.
- Cavers P.B. y Benoit D.L. 1989. Seed banks in arable land. En: **Ecology of Soil Seed Banks**. M.A. Leck, V.T. Parker, y R.L. Simpson (eds). Academic Press, San Diego, pp. 309-328.
- Cooper R.J. y Whitmore R.C. 1990. Arthropod sampling methods in ornithology. **Studies in Avian Biology** 13: 29-37.
- Corbet G.B. y Southern H.N. 1977. **The handbook of British mammals**, 2nd. ed. Blackwell, London.

Referencias bibliográficas

- Cramp S. (ed) 1988. **The birds of the western Palearctic**, vol. V. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S. y Simmons K.E.L. (eds) 1979. **The birds of the western Palearctic**, vol. II. Oxford University Press, Oxford.
- Cummins K.W. y Wuycheck J.C. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. **Mitt. int. Ver. Limnol.** 18: 1-158.
- Curcó A. y Estrada J. 1987. Estudio comparativo de la ornitofauna invernante en las principales comunidades vegetales. **Actas I Congr. Int. Aves Esteparias**, León, pp. 406-419.
- Davidson D.W. 1978. Experimental test of the optimal diet in two social insects. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 4: 35-41.
- Davidson D.W., Brown J.H. e Inouye R.S. 1980. Competition and the structure of granivore communities. **BioScience** 30: 233-238.
- Davidson D.W., Samson D.A. e Inouye R.S. 1985. Granivory in the Chihuahuan Desert: interactions within and between trophic levels. **Ecology** 66: 486-502.
- Davidson E.A. 1982. Seed utilization by harvester ants. En: **Ant-plant interactions in Australia**. Buckley R.C. (ed). Junk, The Hague, pp. 1-6.
- Delage B. 1962. Recherches sur l'alimentation des fourmis granivores *Messor capitatus* Latr. **Insect. Soc.** 9: 137-143.

Referencias bibliográficas

- Delibes J. 1985. Distribution and abundance of small mammals in a gradient of altitude. *Acta Zool. Fenn.* 173: 53-56.
- Díaz M. 1990. Interspecific patterns of seed selection among granivorous passerines: effects of seed size, seed nutritive value, and bird morphology. *Ibis* 132: 467-476.
- Díaz M. 1991a. Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Holarct. Ecol.* 00: 000-000.
- Díaz M. 1991b. Spatial patterns of granivorous ant nest abundance and nest site selection in agricultural landscapes of Central Spain. *Insect. Soc.* 00: 000-000.
- Díaz J.A. y Carrascal L.M. 1991. Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *J. Biogeogr.* 18: 291-297.
- Díaz J.A. y Díaz M. 1990. Estimaciones de tamaños y biomásas de artrópodos aplicables al estudio de la alimentación de vertebrados insectívoros. *Doñana, Acta Vert.* 17: 67-74.
- Diggle P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Dixon W.L. (ed) 1985. *BMDP statistical software*. Univ. California Press, Berkeley.
- Doncaster C.P. y Micol T. 1990. Response by coypus to catastrophic events of cold and flooding. *Holarct. Ecol.* 13: 98-104.
- Drake W.E. 1981. Ant-seed interaction in dry sclerophyll forest on North Stradbroke Island, Queensland. *Aust. J. Bot.* 29: 293-309.

Referencias bibliográficas

- Duesert R.D. y Shugart H.H.Jr. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59: 89-98.
- Dunning J.B. Jr. and Brown J.H. 1985. Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk* 99: 123-129.
- Earle F.R. and Jones Q. 1962. Analyses of seed samples from 113 plant families. *Econ. Bot.* 16: 221-250.
- Elliott J.M. 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association. Scientific Publication nº 25, Cumbria, United Kingdom.
- Elliott E.T. y Cole C.V. 1989. A perspective on agroecosystem science. *Ecology* 70: 1597-1602.
- Elmes G.W. 1974. The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland. *Pedobiologia* 14: 412-418.
- Elmes G.W. y Wardlaw J.C. 1982. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *M. scabrinodis* living at two sites in the South England. II. Effects of above-nest vegetation. *J. Anim. Ecol.* 51: 665-680.
- Gillon D., Hubert B., Adam F. y Kahlem G. 1983. Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal: bilan général. *Terre et Vie* 38: 3-35.
- Golley F.B., Petruszewicz K. y Ryszkowski L. 1975. **Small mammals. Their productivity and population dynamics.** Cambridge University Press, Cambridge.

- Golley F.B., Ryszkowski L. y Sokur J.T. 1975. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. En: **Small mammals. Their productivity and population dynamics.** Golley F.B., Petruszewicz K. y Ryszkowski L. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 223-241.
- Gosálbez J. y López-Fuster M.J. 1985. The natural communities of small mammals (Insectivores and Rodents) of Catalonia (Spain). **Miscel. Zool.** 9: 375-387.
- Glück E.E. 1985. Seed preference and energy intake of Goldfinches *Carduelis carduelis* in the breeding season. **Ibis** 127: 421-429.
- Haila Y. 1988. Calculating and miscalculating density: the role of habitat geometry. **Ornis Scand.** 19: 88-92.
- Hansson L. 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms: a general hypothesis. **Oikos** 33: 182-189.
- Hansson L. 1985. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. **Symp. Zool. Soc. London** 55: 141-168.
- Heisey D.M. 1985. Analyzing selection experiments with log-linear models. **Ecology** 66: 1744-1748.
- Holbrook S.J. y Schmitt R.J. 1988. The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. **Ecology** 69: 125-134.
- Holldöbler B. y Lumsden C.J., 1980. Territorial strategies in ants. **Science** 210: 732-739.

Referencias bibliográficas

- Houston A., Schmid-Hempel P. y Kacelnik A. 1988. Foraging strategy, worker mortality, and the growth of the colony in social insects. *Am. Nat.* 131: 107-114.
- Hurlbert S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Hurlbert S.H. 1990. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- Hutto R.L. 1990. Measuring the availability of food resources. *Studies in Avian Biology* 13: 20-28.
- Inouye R.S., Byers G.S. y Brown J.H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Jackson W. y Piper J. 1989. The necessary marriage between ecology and agriculture. *Ecology* 70: 1591-1593.
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Johnston R.F. y Klitz W.J. 1977. Variation and evolution in a granivorous bird: the house sparrow. En: *Granivorous birds in ecosystems*. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 15-51.
- Kelrich M.I., MacMahon J.A., Parmenter R.R. y Sisson D.V. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Kendeigh S.C. y West G.C. 1965. Caloric values of plant seeds eaten by birds. *Ecology* 46: 553-555.

- Kotler B.P. 1984. Harvesting rates and predatory risk in desert rodents: a comparison of two communities on different continents. *J. Mammal.* 65: 91-96.
- Krebs J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. En: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 1st ed. Krebs J.R. y Davies N.B. (eds). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 23-63.
- Laurance W.F. y Yensen E. 1985. Rainfall and winter sparrow densities: a view from the northern Great Basin. *Auk* 102: 152-158.
- Levieux J. 1969. L'échantillonnage des peuplements de fourmis terrioles. En: *Problèmes d'Ecologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Lamotte M. y Bourlière F. (eds). Masson, Paris, pp. 289-300.
- Levieux J. 1972. Quelques remarques au sujet des méthodes d'échantillonnage des peuplements de fourmis terrioles. *Ekol. Pol.* 20: 1-7.
- Levings S.C. y Franks N.R. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- Levings S.C. y Traniello J.F.A. 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88: 265-319.
- Levins R. 1979. Asymmetric competition among distant taxa. *Amer. Zool.* 19: 1097-1104.
- Lima S.L. 1990. Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos* 58: 151-158.

Referencias bibliográficas

- Lima S.L., Wiebe K.L. y Dill L.M. 1987. Protective cover and the use of space by finches: is closer better?. *Oikos* 50: 225-230.
- Lubchenco J., Olson A.M., Brubaker L.B., Carpenter S.R., Holland M.M., Hubbell S.P., Levin S.A., MacMahon J.A., Matson P.A., Melillo J.M., Mooney H.A., Peterson C.H., Pulliam H.R., Real L.A., Regal P.J. y Risser P.G. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology* 72: 371-412.
- Macevicz S. y Oster G. 1976. Social insects modeling. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 265-282.
- MacKay W.P. y MacKay E.E. 1984. Why do harvester ants store seeds in their nests? *Sociobiology* 9: 31-47.
- MacKay W.P. y MacKay E.E. 1989. Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Southwestern Nat.* 34: 213-218.
- Mares M.A. y Rosenzweig M.L. 1978. Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- Ministerio de Agricultura 1980. Mapa de cultivos y aprovechamientos. Sepúlveda. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Ministerio de Agricultura 1982. Calendario de siembra, floración y recolección. Ministerio de Agricultura, Madrid.

- Ministerio de Agricultura 1987. **Caracterización agroclimática de la provincia de Segovia.** Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Moermond T.C. 1988. Foraging behaviour: the influence of food accessibility on food choice and habitat selection. *Proc. Int. 100 Do-G Meeting Current Topics Avian Biol.*, Bonn, pp. 241-344.
- Møller A.P. 1983. Changes in Danish farmland habitats and their populations of breeding birds. *Holarct. Ecol.* 6: 95-100.
- Møller A.P. 1984. Community structure of birds in agricultural areas in summer and winter in Denmark. *Holarct. Ecol.* 7: 413-418.
- Montgomery W.I. y Gurnell J. 1985. The behaviour of *Apodemus*. *Symp. Zool. Soc. London* 55: 89-115.
- Morton S.R. 1982. Granivory in the Australian arid zone: diversity of harvester ants and structure of their communities. En: *Evolution of the flora and fauna of arid Australia*. Barker W.R. y Greenslade P.J.M. (eds). Peacock, Adelaide, pp. 257-262.
- Morton S.R. 1985. Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66: 1859-1866.
- Murton R.K. y Westwood N.J. 1976. Birds as pests. *Adv. Appl. Biol.* 1: 89-181.
- Myllymaki A. 1979. Importance of small mammals as pests in agriculture and stored products. En: *Ecology of small*

- mammals**. Stoddart D.M. (ed). Chapman & Hall, London, pp. 239-280.
- Nagy K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111-128.
- Nelson J.F. y Chew R.M. 1977. Factors affecting the seed reserves in the soil of a Mojave Desert ecosystem, Rock Valley, Nye County, Nevada. *Am. Midl. Nat.* 97: 300-320.
- Neter J., Wasserman W. y Kutner M.H. 1985. **Applied linear statistical models**, 2nd ed. Irwin, Homewood.
- Newman J.A. y Caraco T. 1987. Foraging, predation hazard and patch use in Grey Squirrels. *Anim. Behav.* 35: 1804-1813.
- Newton I. 1972. **Finches**. Collins, London.
- Newton I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.
- O'Connor R.J. y Shrubbs M. 1986. **Farming and birds**. Cambridge University Press, Cambridge.
- O'Dowd D.J. y Hay M.E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed scape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- Odum E.P. 1984. Properties of agroecosystems. En: **Agricultural ecosystems. Unifying concepts**. Lowrance R., Stinner B.R. y House G.J. (eds). Wiley & Sons, New York, pp. 5-11.
- Oster G. y Wilson E.O. 1978. **Caste and ecology in social insects**. Princeton University Press, Princeton.
- Paladino F.V. 1989. Constraints of bionergetics on avian population dynamics. *Physiol. Zool.* 62: 410-428.

Referencias bibliográficas

- Parmenter R.R. y MacMahon J.A. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia* 59: 145-156.
- Parmenter R.R., MacMahon J.A. y Vander Wall S.B. 1984. The measurement of granivory by desert rodents, birds and ants: a comparison of an energetics approach and a seed dish technique. *J. Arid Environ.* 7: 75-92.
- Paul E.A. y Robertson G.P. 1989. Ecology and the agricultural sciences: a false dichotomy?. *Ecology* 70: 1594-1597.
- Perfecto I. 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology* 71: 2125-2134.
- Perrins C. 1987. *Birds of Britain and Europe*. Collins, London.
- Persson T. y Lohm U. 1977. Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecological Bulletin (Stockholm)* 23: 1-211.
- Pinowski J. y Kendeigh S.C. (eds) 1977. *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pinowski J. y Summers-Smith J.D. (eds) 1990. *Granivorous birds in the agricultural landscape*. PWN-Polish Scientific Publishers, Warszawa.
- Potti J. y Garrido G. 1986. Dinámica estacional de una ornitocenosis agrícola en el centro de España. *Alytes* 4: 29-48.

- Price M.V. 1983. Laboratory studies of seed size and seed species selection by heteromyid rodents. *Oecologia* 69: 259-263.
- Price M.V. y Reichman O.J. 1987. Distribution of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- Price M.V. y Waser N.M. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology* 66: 211-219.
- Prodon R. y Lebreton J.D. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the Eastern Pyrenées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* 37: 21-38.
- Pulliam H.R. y Brand M.R. 1975. The production and utilization of seeds in plains grasslands of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Pulliam H.R. y Dunning J.B. 1987. The influence of food supply on local density and diversity of sparrows. *Ecology* 68: 1009-1014.
- Pulliam H.R. y Parker T.H. 1979. Population regulation of sparrows. *Fortschr. Zool.* 25:137-147.
- Pyke G.H., Pulliam H.R. y Charnov E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Reyes-López J.L. 1987. Optimal foraging in seed-harvester ants: computer-aided simulation. *Ecology* 68: 1630-1633.

Referencias bibliográficas

- Rice K.J. 1989. Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics. En: *Ecology of soil seed banks*. M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (eds). Academic Press, San Diego, pp. 211-230.
- Rissing S.W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* 68: 231-234.
- Rissing S.W. 1988. Seed-harvester ant association with shrubs: competition for water in the Mohave Desert?. *Ecology* 69: 809-813.
- Risch S.J. y Carroll C.R. 1986. Effects of seed predation by a tropical ant on competition among weeds. *Ecology* 67: 1319-1327.
- Roberts H.A. 1981. Seed banks in soils. *Adv. Appl. Biol.* 6: 1-55.
- Ryszkowski L. 1982. Structure and function of the mammal community in an agricultural landscape. *Acta Zool. Fenn.* 169: 45-59.
- Ryti R.T. y Case T.J. 1986. Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia* 69: 446-453.
- Ryti R.T. y Case T.J. 1988. Field experiments on desert ants: testing for competition between colonies. *Ecology* 69: 1993-2003.
- Santos T. y Tellería J.L. 1985. Patrones generales de distribución invernal de paseriformes en la Península Ibérica. *Ardeola* 32: 17-30.

Referencias bibliográficas

- Serrano J.M., Acosta F.J. y Alvarez M. 1987. Estructura de las comunidades de hormigas en eriales mediterráneos según criterios funcionales. *Graellsia* XLIII: 211-223.
- Serrano J.M., Acosta F.J., Zorrilla J.M. y Alvarez M. 1988. El tiempo como variable relativa durante la sucesión de mirmecocenosis en eriales. *Studia Oecol.* V: 271-285.
- Sheata M.N. y Kaschef A.H. 1971. Foraging activities of *Messor aegyptiacus*. *Insect. Soc.* 18: 215-226.
- Simonetti J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1981. *Biometry*, 2nd. ed. Freeman, San Francisco.
- Stephens D.W. y Krebs J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Suárez F. y Sáez-Royuela C. 1985. Variación estacional de la estructura y demanda energética de dos comunidades de passeriformes de zonas semiáridas. *Studia Oecol.* VI: 181-203.
- Sudd J.H. y Franks N.R. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow.
- Sugden A.M. y Rands G.F. 1990. The ecology of temperate cereal fields. *Trends Ecol. Evol.* 5: 205-206.
- Taylor F. 1977. Foraging behaviour of ants: experiments with two species of myrmecine ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 147-167.

Referencias bibliográficas

- Taylor R.J. 1988. Territory size and location in animals with refuges: influence of predation risk. *Evol. Ecol.* 2: 95-101.
- Tellería J.L., Alcántara M., Díaz M. y Santos T. 1987. Comparación de dos métodos de captura para los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) de campos de cultivo. *Miscel. Zool.* 11: 394-396.
- Tellería J.L. y Santos T. 1985. Avifauna invernante de los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. *Ardeola* 32: 203-225.
- Tellería J.L., Santos T. y Alcántara M. 1991. Abundance and food-searching intensity of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J. Mammal.* 72: 183-187.
- Tellería J.L., Santos T., Alvarez G. y Sáez-Royuela C. 1988. Avifauna de los campos de cereales del interior de España. En: *Aves de los medios urbano y agrícola de las mesetas españolas*. Bernis F. (ed). Sociedad Española de Ornitología, Madrid, pp. 173-319.
- Tellería J.L., Suarez F. y Santos T. 1988. Bird communities of the Iberian shrubsteppes. *Holarct. Ecol.* 11: 171-177.
- Terán M. y Solé Sabarís L. 1978. *Geografía general de España*. Ariel, Barcelona.
- Thompson D.B., Brown J.H. y Spencer W.D. 1991. Indirect facilitation of granivorous birds by desert rodents: experimental evidence from foraging patterns. *Ecology* 72: 852-863.

- Thompson K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *J. Biogeogr.* 5: 425-430.
- Thompson K. y Grime J.P. 1983. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Travers S.E., Kaufman D.W. y Kaufman G.A. 1988. Differential use of experimental habitat patches by foraging *Peromyscus maniculatus* on dark and bright nights. *J. Mammal.* 69: 869-872.
- Whitford W.G. 1978. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 135-189.
- Whitford W.G., Depree D.J., Hamilton P. y Ettershank G. 1981. Foraging ecology of seed-harvesting ants, *Pheidole* spp., in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Am. Midl. Nat.* 105: 159-167.
- Wittaker R.H. y Likens G.E. 1975. The biosphere and man. En: *Primary productivity of the biosphere*. Lieth H. y Whittaker R.H. (eds). Springer-Verlag, Berlin, pp. 305-318.
- Wiens J.A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. *Ecol. Monogr.* 43: 237-270.
- Wiens J.A. 1977. Model estimation of energy flow in North American grassland bird communities. *Oecologia* 31: 135-151.

Referencias bibliográficas

- Wiens J.A. 1985. Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. En: **Habitat selection in birds**. Cody M.L. (ed). Academic Press, New York, pp. 227-251.
- Wiens J.A. 1989a. **The ecology of bird communities, vol. 1. Foundations and patterns**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens J.A. 1989b. **The ecology of bird communities, vol. 2. Processes and variations**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens J.A. y Dyer M.I. 1975. Simulation modelling of Red-Winged Blackbird impact on grain crops. **J. Appl. Ecol.** 12: 63-82.
- Wiens J.A. y Dyer M.I. 1977. Assessing the potential impact of granivorous birds in ecosystems. En: **Granivorous birds in ecosystems**. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205-266.
- Wiens J.A. y Johnston R.F. 1977. Adaptative correlates of granivory in birds. En: **Granivorous birds in ecosystems**. J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 301-340.
- Yahner R.H. 1982. Microhabitat use by small mammals in farmstead shelterbelts. **J. Mammal.** 63: 440-445.
- Yahner R.H. 1983. Small mammals in farmstead shelterbelts: habitat correlates of seasonal abundance and community structure. **J. Wildl. Manage.** 47: 74-84.
- Zar J.H. 1984. **Biostatistical Analysis, 2nd. ed.** Prentice-Hall, New Jersey.

Referencias bibliográficas

- Zorrilla J.M., Serrano J.M., Casado M.A., Acosta F.J. y Pineda F.D. 1986. Structural characteristics of an ant community during succession. *Oikos* 47: 346-354.
- Zúñiga J.M., Zamora R. y Hernández M.L. 1987. Dinámica temporal de las comunidades de aves de dos medios semiáridos: la estepa cerealista y la sabana de *Quercus rotundifolia* en la depresión de Guadix (SE de España). *Actas I Congr. Int. Aves Esteparias*, León. pp. 369-377.

FE DE ERRATAS

- P. 1, lin. 10. Donde dice *especialmente de los obtenidos*, debe decir *especialmente los obtenidos*.
- P. 32, lin. 8. Donde dice *transformación arcoseno*, debe decir *transformación angular*.
- P. 42, lin. 25. Donde dice *suuelo*, debe decir *suelo*.
- P. 47, lin. 1. Donde dice *según época*, debe decir *según épocas*.
- P. 48, lin. 8. Donde dice *lepidópteros*, debe decir *Lepidópteros*.
- lin. 9. Donde dice *coleópteros*, debe decir *Coleópteros*.
- lin. 19. Donde dice *previos del área*, debe decir *referentes al*.
- P. 53, lin. 27. Donde dice *actividades asociadas*, debe decir *actividades, asociadas*.
- P. 54, lin. 2. Donde dice *consistían*, debe decir *consistieron*.
- lin. 4. Donde dice *riesgos*, debe decir *costos*.
- P. 59, lin. 7. Donde dice *las tasa de*, debe decir *tasas*.
- P. 60, lin. 20. Donde dice *uso humano, de forma que*, debe decir *uso humano en invierno, de forma que*.
- P. 94, lin. 7. Donde dice *estadísticamnte*, debe decir *estadísticamente*.
- P. 96, lin. 2. Donde dice *entre las tasa de*, debe decir *tasas*.
- P. 99, lin. 14. Donde dice *funciones difieren*, debe decir *difirieron*.
- P. 108, lin. 22. Donde dice *hormigas coimienza a*, debe decir *comienza*.
- P. 114, lin. 21. Donde dice *seguidas por las mieses*, debe decir *seguidos*.
- P. 115, lin. 13. Donde dice *aves para todo el*, debe decir: *aves durante*.
- P. 118, lin. 10. Donde dice *28.6 aves/10 en*, debe decir *aves/10 ha en*.
- P. 127, lin. 21. Donde dice *tendían a ser*, debe decir *tendieron*.
- P. 131, lin. 7. Donde dice *responde al*, debe decir *respondió al*.
- P. 146, lin. 4. Donde dice *Alburquerque*, debe decir *Albuquerque*.
- P. 155, lin. 27. Donde dice *annd*, debe decir *and*.
- P. 160, lin. 6. Donde dice *mirmecocenosis*, debe decir *mirmecocenosis*.